



Материалы III Всероссийской
конференции с международным
участием к 110-летию со дня
рождения академика А. В. Иванова

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Зоологический институт РАН
Палеонтологический институт РАН
Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН
Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей
Санкт-Петербургский союз ученых
Паразитологическое общество при РАН
Санкт-Петербургский научный центр РАН

**«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ
МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ»**

**МАТЕРИАЛЫ III ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ С МЕЖ-
ДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
К 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА
А. В. ИВАНОВА**



26–28 сентября 2016 г.
Санкт-Петербург

УДК 591.4 (042.5)

ББК 28.66

Зайцева О. В., Петров А. А. (ред.). **Современные проблемы эволюционной морфологии животных.** Материалы III Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова (26–28 сентября 2016 г.). — СПб: ЗИН РАН. 2016. 130 с.

Главный редактор:

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

Ответственные редакторы:

О. В. Зайцева, А. А. Петров

Редколлегия:

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

Оргкомитет:

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

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

ISBN 978-5-98092-055-5

© Коллектив авторов, 2016

© Зоологический институт РАН, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

КОТИКОВА Е. А., ИВАНОВ-КАЗАС М. А. Артемий Васильевич Иванов	11
АДОНИН Л. С., КОТОВА А. В. Молекулярно-биологические методы определения вида, на примере двух видов рода <i>Aurelia</i> : <i>A. aurita</i> и <i>A. japonica</i>	13
АЛЕКСЕЕВА Н. В. Ультраструктура прядильного аппарата протонимфонов <i>Nymphon brevirostre</i> (Arthropoda, Chelicerata)	14
БАКАЛЕНКО Н. И., НОВИКОВА Е. Л., МИНАКОВА Т. А., КУЛАКОВА М. А. Влияние модуляции Wnt- и RA (Retinoic Acid)-сигналинга на экспрессию Нох-генов у нереидных полихет <i>Alitta virens</i> и <i>Platynereis dumerilii</i>	15
БИСЕРОВА Н. М., ПОЛЯКОВА Т. А., КОРНЕВА Ж. В. Строение и иннервация хоботкового аппарата трипаноринх	16
БОБКОВ Д. Е., ШАБЕЛЬНИКОВ С. В. Кальций-зависимая агрегация целомоцитов морской звезды <i>Asterias rubens</i>	17
БОКОВ Д. А. Способы и условия органотипической регенерации семенников у млекопитающих: сравнительно-морфологические аспекты	18
BOLTON S., KLIMOV P., SHETVERIKOV P., OCONNOR V., TOLSTIKOV A., PERATO A., KLOMPEN H. The phylogenetic affinity of two lineages of worm-like mites	19
БОРИСАНОВА А. О., МАЛАХОВ В. В. Новые данные о строении и функционировании фильтрационного аппарата Камптозоа	20
БОРИСОВ В. Б., ШКИЛЬ Ф. Н. Роль эндокринных факторов в регуляции морфогенеза черепа африканского клариевого сома <i>Clarias gariepinus</i> (Teleostei; Clariidae)	21
БУТОРИНА Л. Г. Индивидуальная и биотопическая изменчивость пресноводного ракообразного <i>Polyphemus pediculus</i> (Cladocera, Onychopoda)	22
БУТОРИНА Н. Н. Ревизия рода <i>Howardula</i> Cobb, 1921 (Tylenchida, Allantone-matidae)	23
ВАСИЛЬЕВ Б. Д. Морфологические адаптации и характеристики звуковосприятия в среднем ухе ящериц	24
ВАСИЛЬЕВА А. Б. Гетерохронии в развитии скелета тритонов (Salamandridae) с разной степенью эмбрионизации онтогенеза	25
ВИНАРСКИЙ М. В. Эволюционные преобразования формы раковины у пресноводных легочных моллюсков	26
ВОДЯСОВА Е. А., АБРАМСОН Н. И. Морфологическая и генетическая изменчивость европейского анчоуса <i>Engraulis encrasicolus</i> в Азово-черноморском бассейне	27
ВОРЦЕПНЕВА Е. В., МИХЛИНА А. Л., ЦЕТЛИН А. Б. Челюстные образования трохофорных животных	28
ГАЗИЗОВА Г. Р., ЗАБОТИН Я. И., ГОЛУБЕВ А. И. Ультраструктурные особенности паренхимы триклад	29
ГЕРАСЕВ П. И. О чередовании бесполого и полового размножения	30
ГРИЦЫШИНА Е. Е., КУЗНЕЦОВ А. Н., ПАНИЮТИНА А. А. Механизм гарпунного удара цапли	31
ГУРАЛЬ-СВЕРЛОВА Н. В. Конхологическая изменчивость и терморегуляция у	

наземных моллюсков.....	32
ДЕСНИЦКИЙ А. Г. Перестройки онтогенеза в эволюции примитивных многоклеточных организмов рода <i>Volvox</i>	33
ДМИТРИЕВА Е. В., ЛЯХ А. М., ПОПЮК М. П. Применение геометрической морфометрии для изучения вариабельности формы прикрепительных структур моногеней рода <i>Ligophorus</i> Euzet & Suriano, 1977.....	34
ДОЛМАТОВА Л. С. Динамика связывания растительных лектинов поверхностными рецепторами морулярных клеток голотурии <i>Eupentacta fraudatrix</i> при заживлении раны.....	35
ДРОБЫШЕВА И. М. Полиморфизм стволовых клеток ресничных червей (Acoelomorpha, Plathelminthes).....	36
ЕЖОВА Е. Е. Размножение и эмбриональное развитие полихеты <i>Namanereis littoralis</i> (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae).....	37
ЖАВОРОНКОВА О. Д. Строение и функции хелицер водяных клещей (Acariformes, Hydrachnidia).....	38
ЖЕМЧУЖНИКОВ М. К., КНЯЗЕВ А. Н. Первичные проекционные области антеннальных афферентов в нервной системе домового сверчка <i>Acheta domesticus</i> L.	39
ЖЕРЕБЦОВА О. В., ДАВЫДОВА А. Н. Сходные тенденции в развитии подкожной мускулатуры у грызунов <i>Stenochystrica</i> и некоторых хищных.....	40
ЗАБОГИН Я. И. Ультраструктура половых клеток и женских копулятивных органов бескишечных турбеллярий (Acoela) в филогенетическом аспекте.....	41
ЗАВЬЯЛОВ А. В., САМОТой Ю. В. Пространственные отличия заражённости черноморского шпрота нематодой <i>Hysterothylacium aduncum</i> (Nematoda: Ascaridata) у побережья Крыма.....	42
ЗАЙЦЕВА О. В., ВОРОНЕЖСКАЯ Е. Е., СТАРУНОВ В. В., ШУНЬКИНА К. В., ПЕТРОВ А. А., ШУМЕЕВ А. Н., ПЕТРОВ С. А. «Атлас по морфологии нервной системы животных»: виртуальная коллекция препаратов по нейроморфологии.....	44
ЗАЙЦЕВА О. В., ШУМЕЕВ А. Н. Формирование нервной и мышечной систем на ранних постларвальных стадиях развития брюхоногого моллюска <i>Cadlina laevis</i> (Opisthobranchia).....	45
ЗЕЛЕЕВ Р. М. Параметрическая систематика и её возможности в классификации биоразнообразия.....	46
ЗЕЛЕНКОВ Н. В. Макрофилогения птиц: достижения и роль морфологических данных.....	47
ЗИНОВЬЕВА С. В., УДАЛОВА Ж. В. Морфо-физиологические механизмы коадаптации в системе растения-паразитические нематоды.....	48
ЗУБКОВА Е. Н., КОРЗУН Л. П. Использование графических моделей для выявления функциональных свойств опорно-двигательных систем. На примере челюстного аппарата птиц.....	49
ИВАНОВ В. Д., МЕЛЬНИЦКИЙ С. И., ВАЛУЙСКИЙ М. Ю. Структура и разнообразие	

сенсилл на антеннах ручейников-риакофилид (Trichoptera: Rhyacophilidae).....	50
ИВАНОВА Т. И. Особенности функционирования очагов кроветворения у постметаморфозных миног <i>Lampetra fluviatilis</i> в осенне/зимне/весенний период.....	51
ИВАНЦОВ А. Ю. Остатки Eumetazoa среди макроскопаемых позднего докембрия	52
ИДРИСОВА Л. А. Девиации в фолидозе степной гадюки Башкирова (<i>Vipera (Pelias) renardi bashkirovi</i> , Garanin et al., 2004).....	53
ИДРИСОВА Л. А. Подвидовая принадлежность особей обыкновенного ужа <i>Natrix natrix</i> (L., 1758) в Высокогорском и Лаишевском районах республики Татарстан.....	54
КАМАРДИН Н. Н. Морфогенез и синаптическая организация осфрадия живородки (<i>Viviparus</i> sp.) в условиях культивирования.....	55
КАПИТАНОВА Д. В., ШКИЛЬ Ф. Н. Гомологии элементов Веберова аппарата Otophysi (Teleostei): экспериментальные данные.....	56
КАСАТКИНА А. П., СТОЛЯРОВА М. В. Плавниковые лучи и их значение в таксономии Chaetognatha	57
КНЯЗЕВ А. Н. Топография и набор гигантских интернейронов личинок первого возраста и имаго двупятнистого сверчка <i>Gryllus bimaculatus</i> Deg.....	58
КНЯЗЕВ А. Н. Церки и церкальные сенсиллы личинок первого возраста двупятнистого сверчка <i>Gryllus bimaculatus</i> Deg.	59
КОЗИН В. В., ГУК Д. В., ФИЛИППОВА Н. А., КОСТЮЧЕНКО Р. П. Спецификация и дифференциация мезодермы у нереидных полихет (Spiralia, Annelida).....	60
КОЗЛОВ А. П. Наследуемые опухоли как фактор прогрессивной эволюции: роль опухолей в происхождении новых типов клеток, тканей и органов	61
КОМАРОВА Е. В., СТОЙКО Т. Г., ТИТОВ С. В. Морфологическое и генетическое адаптивное своеобразие популяций наземного моллюска <i>Chondrula tridens</i> Приволжской возвышенности	62
КОНДАКОВА Е. А., ЕФРЕМОВ В. И., НАЗАРОВ В. А. Структура желточного синцитиального слоя в развитии <i>Suprinus carpio</i>	63
КОРГИНА Е. М. Структурно-функциональные особенности сообществ свободноживущих плоских червей (Turbellaria) в условиях различных термических режимов	64
КОРЗУН Л. П. К вопросу об эволюционной истории подъязычного аппарата птиц	65
КОСТЮЧЕНКО Р. П., КОЗИН В. В. Регенерация у аннелид	66
КОТЕНКО О. Н., КУПОМОВ В. А., ОСТРОВСКИЙ А. Н. Мускулатура личинок гимнолемных мшанок (Bryozoa)	67
КОТИКОВА Е. А., РАЙКОВА О. И. Мускулатура панцирных и беспанцирных колловраток.....	68
КОЧАНОВА Е. С., ФЕФИЛОВА Е. Б., СУХИХ Н. М. Морфологическая изменчивость гарпактицид (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) европейского севера.....	69

КРЕЩЕНКО Н. Д., ТОЛСТЕНКОВ О. О. Дифференцировка серотонинергических элементов нервной системы в процессе регенерации у планарий.....	70
КРУПЕНКО Д. Ю. Что могут рассказать трематоды об эволюции мышечной системы плоских червей?	71
КРЮКОВА Н. В. Для чего акуле <i>Heptranchias perlo</i> особый мускул, опускающий голову?	72
КУЗНЕЦОВ А. Н. Исследования профессора Ф. Я. Дзержинского, которые не были посвящены челюстному аппарату птиц.....	73
КУЗНЕЦОВА Т. В. О развитии элементов центральной нервной системы перелетной саранчи <i>Locusta migratoria</i> L. в раннем онтогенезе.....	74
КУЗЬМИНА Т. В., ТЕМЕРЕВА Е. Н. Особенности эмбрионального и личиночного развития <i>Coptothyris grayi</i> (Rhynchonelliformea, Brachiopoda)	75
ЛАКТИОНОВА А. А. Neurosyncytium у беспозвоночных	76
ЛУНИЧКИН А. М., КНЯЗЕВ А. Н. Морфологические типы церкальных сенсилл у имаго сверчков родов <i>Gryllus</i> Linnaeus, <i>Phaeophilacris</i> Walker и <i>Gryllotalpa</i> Latreille	77
МАКАРОВ В. А., ПАНИЮТИНА А. А., СОЛДАТОВА И. Б. Соединительноканальный каркас летательной перепонки рукокрылых	78
МАХРОВ А. А., АРТАМОНОВА В. С., ПАШКОВ А. Н., РЕШЕТНИКОВ С. И. Причины снижения морфологического разнообразия в ходе эволюции благородных лососей (<i>Salmo</i>).....	79
МАХРОВ А. А., ЮРЦЕВА А. О., АРТАМОНОВА В. С., ЛАЙУС Д. Л., ШИРОКОВ В. А., ЩУРОВ И. Л. Морфологическое разнообразие проходного и жилого атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.): фенотипическая пластичность широко распространенной и реликтовой форм не отличается	80
МЕДНИКОВ Д. Н. Что такое первый палец?	81
МЕЛИК-АДАМЯН Г. У. Положение нового вида нижнеплиоценовой пищухи из Армении в систематике пищуховых	82
МИНАКОВА Т. А., КУЛАКОВА М. А. Нарушения ларвального развития <i>Platynereis dumerilii</i> под действием экзогенной ретиноевой кислоты.....	83
МЯСНИКОВА Е. И. Параметрическая система морских пауков (Arthropoda: Pycnogonida)	84
НАНОВА О. Г. Морфологическая изменчивость и корреляционная структура зубов лисиц рода <i>Vulpes</i> и лисоподобных псовых Северной и Южной Америки (<i>Urocyon</i> , <i>Cerdocyon</i> , <i>Dusicyon</i>).....	85
НИКОЛАЕВА Е. А. Проблемы систематики кергеленских носорогих белокровок рода <i>Channichthys</i> Richardson, 1844 (сем. Channichthyidae).....	86
НОВИКОВА Е. Л., БАКАЛЕНКО Н. И., КУЛАКОВА М. А. Регенерация полихет и способности ее регуляции.....	87
НОВИКОВА М. А. Сгибательные складки и группы сцепления пальцев кисти у приматов: функциональная и эволюционная хиромантия	88

ПАНОВА И. Г. Эмбриональное развитие сосудистой системы глаза болотной черепахи <i>Emys orbicularis</i> L.	90
ПАНИЮТИНА А. А. Строение летательной перепонки млекопитающих как отражение эволюции адаптаций.....	91
ПАНИЮТИНА А. А., ЛУЧКИНА О. С. Необычная топография вентрального зубчатого мускула псовых как пример биологической координации.....	92
ПАСАТЕЦКАЯ Н. А., ЛОПАТИНА Е. В. Анализ вклада катехоламинов в регуляцию роста ткани сердца теплокровных животных, находящихся на различных этапах онтогенеза.....	93
ПАЩЕНКО Д. И. Биомеханический анализ работы мышц передней конечности крокодилов при наземной локомоции.....	94
ПЕТРОВ А. А., СОЛДАТЕНКО Е. В. Мускулатура мужских копулятивных органов <i>Hygrophila</i> (Gastropoda: Pulmonata): сравнительная характеристика и таксономическое значение.....	95
Подвязная И. М. Особенности строения и развития полости тела у спорозист и редий трематод.....	96
Подгорная О. И. Роль повторов ДНК в прогрессивной эволюции.....	97
Поддубная Л. Г. Ультраструктурные характеристики прикрепительного органа базальных полиопистхотилидных моногеней отрядов <i>Chimaericolidae</i> и <i>Hexabothriidae</i> , значение для филогении.....	98
ПОРФИРЬЕВ А. Г. Род <i>Microarchicotylus</i> – новый род планарий (Plathelminthes, Tricladida) озера Байкал.....	99
ПОСПЕХОВА Н. А. Сравнительная морфология двух типов метацестод отряда <i>Cyclophyllidea</i>	100
ПОТАПОВА Е. Г. Морфологическая специфика слуховой капсулы беличьих (<i>Sciuridae</i> , <i>Rodentia</i>).....	101
ПРАЗДНИКОВ Д. В., ШКИЛЬ Ф. Н. Влияние гормонов щитовидной железы на формирование пигментного рисунка в онтогенезе американских цихлид (<i>Actinopterygii: Perciformes: Cichlidae</i>).....	103
РАЙКОВА О. И., РАЙКОВА Е. В. Нервная система уникальной паразитической книдарии <i>Polypodium hydriforme</i>	104
РЫСС А. Ю., ПЕТРОВ А. А. Исследования мышц важнейших органов нематод с помощью конфокального микроскопа.....	105
САВОСТЬЯНОВ Г. А. Теоретические основы компьютерного моделирования трехмерной структуры биологических тканей.....	106
САВОЧКИНА Е. В. Анализ динамики восстановления туники асцидии <i>Halocynthia aurantium</i> после повреждения с использованием методов проточной цитометрии и иммуногистохимии.....	107
СЕВЕРИНА И. Ю., ИСАВНИНА И. Л., КНЯЗЕВ А. Н. Сравнение топографии восходящих и нисходящих нейронов мозга у древне- и новокрылых насекомых.....	108
СЕРЕЖНИКОВА Е. А. Древние «химеры» низших <i>Metazoa</i>	109

СЛЕПКОВА Н. В. Зоологический музей в Санкт-Петербурге и развитие систематики: 300 лет перемен	110
СНЕГИН Э. А. Конфликт морфологического и молекулярно-генетического подхода в современной таксономии наземных моллюсков.....	111
СОЛДАТЕНКО Е. В. Функции стилетов в механизмах спаривания пресноводных моллюсков (<i>Pulmonata: Hygrophila</i>).....	112
СОЛДАТОВ А. А., КУХАРЕВА Т. А., АНДРЕЕВА А. Ю., ПАРФЕНОВА И. А. Эритропоэз и функциональная морфология циркулирующих эритроцитов морских рыб.....	113
СТАРУНОВ В. В. Строение пигидиального отдела тела у полихет	114
СТОЛБОВАЯ А. Ю., ПАВЛОВ А. Е., ПАВЛИЧЕНКО Н. Н., ДАУГАВЕТ М. А., ШАПОШНИКОВА Т. Г. Ультраструктурный анализ морулярных и тестальных клеток беломорских асцидий.....	115
СТОЛЯРОВА М. В. Эпителиально-мышечные клетки: расположение и особенности строения у представителей некоторых групп низших беспозвоночных.....	116
ТАМБЕРГ Ю. Ю. Sic transit gloria mundi. Эпистомы покрыторотых мшанок	117
ТЕМЕРЕВА Е. Н. Иннервация лофофора подтверждает монофилию <i>Lophophorata</i>	118
ТЕМЕРЕВА Е. Н. Личиночное живорождение – новый тип развития у форонид.....	119
ФЕФИЛОВА Е. Б., КОЧАНОВА Е. С. Филогенетика и систематика байкальских гарпактицид (<i>Harpacticoida, Soperoda, Crustacea</i>).....	120
ФЛЁРОВА Е. А. Особенности ультраструктуры лейкоцитов мезонефроса лососеобразных разных систематических групп	121
ХОЖАЙ Л. И. Взаимодействие медиаторных систем в онтогенетических процессах становления тормозной ГАВА-ергической рецепторной системы.....	122
ЧЕТВЕРИКОВ Ф. Е. Есть ли у четырехногих клещей (<i>Acari, Eriophyoidea</i>) лабиум?	123
ЧУГУНОВ В. К. Механизм мгновенной морфолого-экологической эволюции ракообразных	124
ЧУМАСОВ Е. И., ПЕТРОВА Е. С., КОРЖЕВСКИЙ Д. Э. Изучение особенностей иннервации сердца крысы при старении с помощью современных иммуногистохимических методов	125
ШАРЛАИМОВА Н. С., ШАБЕЛЬНИКОВ С. В., БОБКОВ Д. Е., ПЕТУХОВА О. А. Малые клетки целомического эпителия – кандидаты на роль клеток-предшественников целомоцитов морской звезды <i>Asterias rubens</i> L.....	126
ШАТРОВ А. Б. Дермальные железы и производство шелка у водяных клещей (<i>Acariformes: Hydrachnidia</i>).....	127
ШКИЛЬ Ф. Н., ЛАЗЕБНЫЙ О. Е., КАПИТАНОВА Д. В., БОРИСОВ В. Б., СМИРНОВ С. В. Онтогенетические механизмы стремительной морфологической дивергенции пучка видов африканских усачей оз. Тана (Эфиопия)	128

**«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ
МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ»**

**МАТЕРИАЛЫ III ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕН-
ЦИИ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ**

**К 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА
А. В. ИВАНОВА**



Артемий Васильевич Иванов

18.05.1906 — 22.01.1992

Всемирно известному ученому, действительному члену АН СССР и члену немецкой академии естественных наук Леопольдина Артемию Васильевичу Иванову 18 мая 2016 г. исполнилось бы 110 лет.

Артемий Васильевич Иванов родился 18 мая 1906 г. в г. Молодечно в Белоруссии в семье врача. В 1923 г. А. В. поступил в Сельскохозяйственный Горы-Горетский институт. По поручению профессора П. Ф. Соловьева А. В. подготовил и прочел (в первый раз) небольшой вводный курс по общей биологии для студентов. Тогда же вышла в Трудах института его первая печатная работа – «Список дневных и сумеречных бабочек».

В 1926 г. А. В. перевелся в Ленинградский университет, где специализировался на кафедре зоологии беспозвоночных, которой заведовал В. А. Догель. В 1930 г. он окончил университет по специальности «зоология и сравнительная анатомия беспозвоночных» и был направлен в Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства. Он принимал участие в экспедициях на исследовательском судне «Расинанта» в заливе Петра Великого, в Татарском проливе, в Охотском, Беринговом и Японском морях. В 1932 г. перешел старшим научным сотрудником в Ленинградский Государственный Гидрологический институт и до 1933 г. участвовал в экспедициях, проводившихся совместно ГГИ и ТИНРО в Беринговом и Чукотском морях.

В 1933 г. он поступил в аспирантуру в Петергофский Биологический Институт, а в 1935 г. стал ассистентом кафедры Зоологии беспозвоночных Ленинградского университета.

В 1937 г. в его жизни произошло чрезвычайно важное событие: А.В. Иванов и Ольга Михайловна Казас поженились. Этот союз, продолжавшийся 55 лет, был не только очень счастливым в личном плане, но и исключительно плодотворным, так как О. М. работала в области эмбриологии беспозвоночных животных и их научные интересы во многом соприкасались, а научные взгляды совпадали.

В 1938 г. А. В. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Организация и образ жизни паразитического моллюска *Paedophorus dicoelobius* А. Іwanow». А в начале 1944 г. в Саратове (в эвакуации) он защитил докторскую диссертацию на тему «Паразитические гастроподы, их организация и развитие», и в том же году, вернувшись в Ленинград, продолжил преподавательскую деятельность в Университете.

С 1945 г., оставаясь доцентом ЛГУ, Артемий Васильевич начал работать по совместительству в Зоологическом институте Академии Наук сначала в отделе Низших червей, а с 1957 г. в отделе Гидробиологии. Это дало ему возможность участвовать в ряде морских экспедиций, предпринятых Академией Наук. Так в 1946 г. вместе с сотрудниками

ЗИН – Е. Ф. Гурьяновой, Б. Е. Быховским и А. А. Стрелковым он отправился на Южный Сахалин. С материалов, собранных в этой поездке, началась серия его работ по плоским червям (Acoela и Udonellida).

А. В. Иванов принимал участие в пяти рейсах научно-исследовательского судна «Витязь» (в 1949, 1954, 1955, 1957 и 1959/1960 гг.). Хотя главной целью участия А. В. в этих экспедициях был сбор материалов по недавно открытой и еще слабо изученной группе животных Roponophora, его, как натуралиста, интересовали фауна, флора и природа дальних стран вообще. Свои впечатления он излагал в подробных и интересных письмах.

В 1965 г. А. В. организовал в Зоологическом институте РАН Лабораторию эволюционной морфологии и оставался ее заведующим в течении 20 лет, передав ее своему ученику Ю. В. Мамкаеву. Двадцать четыре года назад осиротела созданная Артемием Васильевичем лаборатория эволюционной морфологии. За эти годы обновился состав сотрудников лаборатории, появилось много молодых ученых. Все они продуктивно работают на самом современном уровне и стараются сохранить принятые А. В. Ивановым традиции. Артемий Васильевич воспитал более 20 учеников, среди которых в основном выпускники кафедр зоологии беспозвоночных и эмбриологии Санкт-Петербургского университета и иногородние, приехавшие из Московского и Казанского университетов.

Академик А. В. Иванов – ученый-энциклопедист, изучавший практически все группы беспозвоночных животных, оставивший глубокий след в отечественной науке. Его ученики стали специалистами в разных группах беспозвоночных: Е. Н. Грузов: паразитические моллюски, фауна Антарктиды; Н. А. Дмитриева: погонофоры; Ю. В. Мамкаев: форониды, турбеллярии, вестиментиферы; Ю. С. Миничев: аннелиды, моллюски, погонофоры; К. В. Митин: паразитические турбеллярии; О. В. Бубко: аннелиды, погонофоры; М. А. Гуреева: губки, турбеллярии, погонофоры; К. К. Лебский: аннелиды, насекомые, бактерии, вирусы; Л. Я. Кулинич: турбеллярии, преподаватель в вузе; Л. А. Евдонин: хоботковые турбеллярии; К. К. Богута: турбеллярии; Т. Г. Маркосова: турбеллярии, моллюски, немуртины; Р. В. Селиванова: турбеллярии, погонофоры, вестиментиферы; Л. В. Словашевская: моллюски; И. М. Дробышева: турбеллярии; А. Костенко: турбеллярии; Б. И. Иоффе: турбеллярии, приапулиды, гастротрихи; К. В. Регель: полухордовые, цестоды; О. А. Тимошкин: турбеллярии, фауна Байкала; В. В. Романов: асцидии; Е. А. Котикова: паразитические плоские черви, турбеллярии, приапулиды, коловратки; О. И. Райкова: низшие билатерии, турбеллярии, коловратки.

Артемий Васильевич учил своих учеников анализировать полученные данные, строить морфологические ряды и оценивать возможности филогенетических построений, тем самым выработал у них алгоритмы общебиологического мышления. Он был для всех нас Учителем с большой буквы и в науке, и в жизни.

Е. А. КОТИКОВА, М. А. ИВАНОВ-КАЗАС

МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДА, НА ПРИМЕРЕ ДВУХ ВИДОВ РОДА *AURELIA*: *A. AURITA* И *A. JAPONICA*

Л. С. АДОНИН^{1,2}, А. В. КОТОВА^{1,3}

¹ Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: leo.adonin@gmail.com
(Л. С. Адонин)

² Дальневосточный федеральный университет, шк. Биомедицины, Владивосток, Россия

³ ООО «Покровский банк стволовых клеток», Санкт-Петербург, Россия

Принятые в настоящее время способы сравнения особей предполагаемых новых видов основаны на нейтралистских представлениях об эволюции геномов. Используют сравнение консервативных генов таких как 18S и 28S рРНК и ITS1/2, COI, cytB и др.

Кишечнополостные — одна из наиболее древних групп низших многоклеточных. *Aurelia aurita* долгое время считалась видом-космополитом. В течение XX-го века исследователи выделяли в р. *Aurelia* до 20 видов, но после глобализации науки в 60-70-е годы число валидных видов рода сокращено до трёх. С развитием молекулярных методов вопрос о систематике рода подняли вновь, когда в результате сравнения последовательностей ITS рРНК, 16S, COI и анализа ряда морфологических параметров оказалось, что вид *A. aurita* содержит в себе около 11 различных групп, названных криптовидами *A. sp. 1–A. sp. 11*, при этом название *A. aurita* сохранили за популяцией, обитающей в Белом море. В настоящем исследовании провели сравнение группы *A. sp. 1* из Японского моря, обозначенной нами здесь как *A. japonica* (Mayer, 1910), и *A. aurita* из Белого и Чёрного морей. Провели сравнение одного из мажорных компонентов мезоглеи медуз — белка мезоглеина и его гена у этих медуз. Показано, что в мезоглее медуз *A. japonica* присутствует белок с молекулярной массой около 53/55 кДа, в то время как масса

мезоглеина *A. aurita* — 47 кДа. Антитела против мезоглеина *A. aurita* связывают только белок 47 кДа. Белок 53/55 кДа не выявляется антителами против мезоглеина на иммуноблотах и парафиновых срезах. Выявили различия в структурах гена мезоглеина *A. japonica* и *A. aurita*.

На основе полученных в настоящей работе последовательностей 18S и 28S рРНК, мы реконструировали филогенетические связи между популяциями медуз. Медузы из Чёрного и Белого морей сформировали единую группу, в то время, как медузы из Японского моря выделились в отдельный кластер. Помимо этого показано различие в хромосомных числах кариотипов медуз из разных популяций: кариотип *A. aurita* представлен 19 (2n=38) парами хромосом, а *A. japonica* — 17 (2n=34) парами.

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПРЯДИЛЬНОГО АППАРАТА ПРОТОНИМФОНОВ *NYMPHON BREVIROSTRE* (ARTHROPODA, CHELICERATA)

Н. В. АЛЕКСЕЕВА

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: nina.alexeyeva.spb@gmail.com

Способность к шёлкопрядению широко распространена среди членистоногих и обнаруживается как в группе Mandibulata, так и в группе Chelicerata. У последних она появлялась, по всей видимости, независимо несколько раз. К примеру, у некоторых пикногонид имеется способность к формированию шёлковой нити на ранних стадиях постэмбрионального развития. Из немногочисленных работ известно, что свободноживущие протонимфоны обладают прядильным аппаратом, ассоциированным с хелифорами (первой парой придатков) и состоящим из пары крупных железистых клеток, внеклеточного протока и прядильного шипа с небольшим отверстием на конце.

В настоящей работе выполнено полное ультраструктурное описание прядильного аппарата протонимфона *Nymphon brevirostre*, а также в значительной степени откорректированы и дополнены описания строения прядильного аппарата пикногонид, сделанные ранее. Обнаружено, что железистые клетки имеют чашевидную форму и образуют многочисленные тонкие цитоплазматические выросты, направленные в сторону прядильного шипа и ограничивающие накопительный резервуар (проксимальную часть протока). В центральной части железистых клеток локализуется крупное округлое ядро с пузыревидным ядрышком,

в цитоплазме располагается хорошо развитый белок-синтезирующий аппарат (шЭПР, диктиосомы аппарата Гольджи, свободные рибосомы) и многочисленные вакуоли с гомогенным электронно-плотным содержанием. Стоит отметить, что подобными характеристиками обладают железистые клетки прядильных аппаратов других членистоногих.

Снаружи железистые клетки покрыты уплощёнными клетками обкладки. Дистальнее эти клетки выстилают длинный выводной проток, залегающий в дистальной части базального членика хелифор и в прядильном шипе, изнутри проток выстлан кутикулой. Он открывается небольшой терминальной порой на прядильном шипе.

Полученные данные будут использованы для сравнения ультраструктуры прядильных аппаратов разных представителей членистоногих, выявления общих и частных особенностей, а так же направлений их изменения в соответствии с выполняемой функцией.

ВЛИЯНИЕ МОДУЛЯЦИИ WNT- И RA (RETINOIC ACID)-СИГНАЛИНГА НА ЭКСПРЕССИЮ НОХ-ГЕНОВ У НЕРЕИДНЫХ ПОЛИХЕТ *ALITTA VIRENS* И *PLATYNEREIS DUMERILII*

Н. И. БАКАЛЕНКО, Е. Л. НОВИКОВА, Т. А. МИНАКОВА, М. А. КУЛАКОВА

Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: nereisvi@gmail.com (М. А. Кулакова)

У вторичноротых животных модуляция Wnt- и RA-сигналинга приводит к множественным аномалиям развития, большая часть которых приходится на поломки в осевом паттернировании (Akiko Ishioka et al., 2011). Достоверное участие этих сигнальных путей в регуляции осевой экспрессии Нох-генов подтверждено множеством исследований (Ikeya, Takada, 2001; Tadahiro Iimura et al., 2009; Mazzoni et al., 2013). Однако эволюционный этап, на котором возникла и закрепилась взаимосвязь между Wnt- и RA-сигналингом и регуляторными генами Нох-кластеров остаётся под вопросом.

В нашем исследовании методом *in situ*-гибридизации была проанализирована экспрессия Нох-генов у личинок, ювенильных червей и регенератов нереидных полихет *Alitta virens* и *Platynereis dumerilii*, после обработки экзогенной ретиноевой кислотой и модуляторами Wnt-сигналинга. Результаты, полученные в эксперименте, сравнивались с контрольной группой животных. Мы обнаружили, что у личинки *P.*

dumerilii границы экспрессии Нох-генов не смещаются под воздействием ретиноевой кислоты даже при высокой концентрации (10 мкМ RA). Ряд Wnt-ингибиторов и Wnt-активаторов также не оказывают влияния на экспрессию Нох-генов у личинки. Напротив, в период постларвального роста и при регенерации оба вида нереидных полихет обнаруживают высокую чувствительность к воздействию IWP3, ретиноевой кислоты и ретинальдегида. При этом границы экспрессии Нох-генов *Nvi-Post2* и *Pdu-Post2* статистически достоверно смещаются. Интересно, что Wnt-ингибитор IWP3 смещает границу экспрессии другого Нох-гена — *Pdu-Hox1*, только на уровне постларвального домена. Ларвальный домен экспрессии *Pdu-Hox1* не смещается. Наши предварительные данные указывают на существенную разницу в эпигенетической настройке работы Нох-кластера нереидных полихет в ларвальный и постларвальный период, что хорошо согласуется с теорией первичной гетерономности сегментов, выдвинутой П. П. Ивановым.

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

СТРОЕНИЕ И ИННЕРВАЦИЯ ХОБОТКОВОГО АППАРАТА ТРИПАНОРИНХ

Н. М. БИСЕРОВА¹, Т. А. ПОЛЯКОВА², Ж. В. КОРНЕВА³

¹ Московский государственный университет, Москва, Россия; email: nbiserova@yandex.ru (Н. М. Бисерова)

² Институт морских биологических исследований, Севастополь, Россия; email: polyakova-acant@yandex.ru (Т. А. Полякова)

³ Институт биологии внутренних вод, Борок, Россия; email: janetta@ibiw.yaroslavl.ru (Ж. В. Корнева)

Хоботковый аппарат цестод отряда Трупанорhynchа состоит из 4 вооруженных крючьями полых хоботков, способных вворачивается с помощью длинного ретрактора внутрь хоботкового влагалища и выворачиваться при сокращении массивных мышечных бульбусов. Ботрии и хоботки активно участвуют в поступательном движении трипаноринх (Гордеев, Бисерова, 2016), что говорит о регуляции со стороны нервной системы. Однако, при исследовании нервной системы *Grillotia erinaceus* ряд авторов указывают на отсутствие сенсорных органов и нейронов в стенке хоботка, мускульного ретрактора

и внутри хоботкового влагалища (Halton et al., 1994).

В результате иммуноцитохимического изучения нервной и мышечной систем плероцеркоида *Progrillotia* sp. с помощью конфокального лазерного микроскопа впервые обнаружены 4 серотонинергических биполярных нейрона, расположенных по одному в каждом ретракторе. Сома (7x12 мкм) лежит в переднем отделе ретрактора, вблизи места прикрепления миофибрилл к апикальному концу хоботка. Короткий нейрит ветвится в этом участке и соответствует дендриту; аксон тянется вдоль всего ретрактора до мускульного бульбуса и расположен в центре миофибрилл ретрактора, проходя по его внутренней поверхности. Ультраструктура хоботкового аппарата изучена на примере *Parachristianella* sp. В составе бульбуса, ретрактора и стенок хоботка обнаружены разные типы мышц, сформировавшиеся на основе гладкомышечной клетки. Внутри хоботкового влагалища имеется эпителиальная выстилка, которая соединяется с эпителием стенки хоботка. Иннервация мускульных бульбусов осуществляется аксонами бульбарных нервов мозга; внутри хоботкового влагалища обнаружены пучки нейритов с везикулами. Таким образом, хоботковый аппарат трипаноринх иннервируется 5-НТ нейронами и ЦНС.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты № 15-04-0264515, 15-04-03785 и 14-01-31950.

КАЛЬЦИЙ-ЗАВИСИМАЯ АГРЕГАЦИЯ ЦЕЛОМОЦИТОВ МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS*

Д. Е. БОБКОВ¹, С. В. ШАБЕЛЬНИКОВ^{1,2}

¹ Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: bobkov@incras.ru (Д. Е. Бобков)

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: buddasvami@gmail.com (С. В. Шабельников)

Иглокожие являются организмами, способными к восстановлению полностью утраченных органов и частей тела. Целостность организма иглокожих поддерживается восстановительными системами, состоящими из клеточных элементов и многочисленных биологически активных молекул белковой природы. Морские звёзды характеризуются отсутствием развитой сосудистой системы и наличием целомической полости, в которой находится целомическая жидкость и большое количество циркулирующих клеток, называемых целомоцитами. В ответ на появление в теле животного чужеродных частиц, а также при образовании ран,

происходит агрегация целомоцитов. Принято считать, что этот процесс призван для инкапсуляции и фагоцитоза чужеродного материала и для закрытия повреждений стенки тела. Проведенные нами исследования показали, что после ранения (нарушения целостности стенки тела) морской звезды *Asterias rubens* в целомической жидкости в течение через 6 часов количество циркулирующих целомоцитов увеличивается в 4 раза. Целомоциты, выделенные из раненых животных и помещенные в искусственную морскую воду, не содержащую ионы кальция и магния, способны под действием кальция агрегировать, образуя межклеточные контакты и сети, с последующим их сокращением. В ходе прижизненных наблюдений за целомоцитами была показана кальций-зависимая дегрануляция гранулярных целомоцитов. Было обнаружено, что при агрегации и последующем сокращении целомоциты выделяют во внеклеточную среду ряд белков. С помощью хромато-масс-спектрометрии было идентифицировано 173 белка, которые выделяются целомоцитами во внеклеточную среду при кальций-зависимой агрегации. Среди идентифицированных белков мажорными являются гранулин, лизоцим, ДНКаза II и актин. Полученные данные свидетельствуют о важной роли гуморального звена защитной системы в начальных этапах регенеративных процессов.

Работа поддержана грантом РФФИ 15-04-07798, соответствует Гос. заданию и способствует его выполнению.

СПОСОБЫ И УСЛОВИЯ ОРГАНОТИПИЧЕСКОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ СЕМЕННИКОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ: СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Д. А. БОКОВ

Оренбургский государственный медицинский университет, Оренбург, Россия; email: cells-tissue.bokov2012@yandex.ru

Проблема достижения органотипической регенерации семенника определена рядом условий ограниченности возможного восстановления структуры гонад или полной несостоятельностью вследствие отсутствия потенций бластемогенеза. Так, не установлены факты дедифференцировки и пролиферации sustentоцитов и интерстициальных эндокриноцитов в период половозрелости, а также не определён источник прогениторных элементов половых дифферонов и факторы интеграции половых и соматических элементов в эпителиосперматогенный пласт.

Анализ адаптации репродуктивной активности самцов мелких млекопитающих и особенности формирования их функционально-репродуктивных групп с необходимым накоплением частот по-разному вовлечённых в размножение самцов, позволили убедиться в высоком уровне пластичности тканевых элементов семенников половозрелых самцов. В частности, у малой лесной мыши (*Sylviaemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжей полёвки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) показана морфоллактическая перестройка семенников на основе полной утраты дефинитивной организации и прекращения спермато- и стериодогенной активности. При этом, в условиях воспаления происходит дедифференцировка клеток Сертоли и индукция пролиферации их бластных форм с формированием сначала эпителиальных пластов, потом новообразованных семенных канальцев. Зачатками семенных канальцев следует считать эпителиальные почки, инфильтрированные предшественниками половых клеток. Принципиальная возможность регенерации семенников и её сравнительно-морфологическое обоснование становится новым теоретическим источником тканевой биологии, эмбриологии и репродуктологии.

THE PHYLOGENETIC AFFINITY OF TWO LINEAGES OF WORM-LIKE MITES

S. BOLTON¹, P. KLIMOV², P. CHETVERIKOV³, B. OCONNOR², A. TOLSTIKOV⁴, A. PEPA-
TO⁵, H. KLOMPEN¹

¹ The Ohio State University, Columbus, USA; email: bolton.69@osu.edu (S. Bolton)

² University of Michigan, Ann Arbor, USA; email: pklimov@umich.edu, bmoc@umich.edu (B. OConnor)

³ Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia; email: f.chetverikov@spbu.ru (P. Chetverikov)

⁴ Tyumen State University, Tyumen, Russia; email: atolus@yahoo.com (A. Tolstikov)

⁵ Federal University of Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil; email: aepato@gmail.com (A. Pepato)

Eriophyoidea is the most speciose lineage of phytophagous mites. In recent years this group has been placed with the Tydeoidea, in the Trombidiformes (Lindquist, 1996). However, the phylogenetic position of the Eriophyoidea has been poorly studied. We undertook phylogenetic analyses of a number of different mites from the superorder Acariformes using morphological and molecular datasets. The morphological data were analyzed using maximum parsimony, whereas the molecular data were analyzed using maximum

likelihood. Nodal support values were obtained using bootstrapping and Bremer analyses. Our results indicate that similarities between the Eriophyoidea and the Trombidiformes, such as styliform chelicerae and reduced segmental anamorphosis, are likely to be due to convergence. For the morphological dataset, when analyses were constrained so that the Eriophyoidea forms a clade with the Trombidiformes, Raphignathina or Tydeoidea, the optimal trees had at least 12 more steps. The results of both sets of analyses show moderate to high support for a clade that only contains the Nematolycidae and the Eriophyoidea. Therefore, the unusual features shared by both the Eriophyoidea and the Nematolycidae, e.g. a highly elongated and annulated idiosoma, are unlikely to be convergent, as was previously thought. This new clade of worm-like mites occupies a very basal position within the Acariformes, outside of the Trombidiformes. This is consistent with the recent discovery of amber fossils that show that the basic morphology of the Eriophyoidea, including their highly unusual mouthparts, had already evolved by the Triassic (c. 230 Ma) (Schmidt et al., 2012; Sidorchuk, 2014).

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ФИЛЬТРАЦИОННОГО АППАРАТА КАМРТОЗОА

А. О. БОРИСАНОВА¹, В. В. МАЛАХОВ^{1,2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия; email: borisanovaao@mail.ru (А. О. Борисанова)

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия; email: vmalakhov@inbox.ru (В. В. Малахов)

Фильтрационный аппарат Камптозоа исследован на примере колониального вида *Barentsia discreta* (Busk, 1886). Фильтрационный аппарат образован ресничными щупальцами и вестибулярным желобком. У всех представителей Камптозоа фронтальная поверхность щупалец образована (на поперечном срезе) пятью ресничными клетками, латеральная и абфронтальная поверхность представлена нересничным эпидермисом. В отличие от ранее исследованных видов Камптозоа, у *B. discreta* по фронтальной стороне щупальца проходит глубокий фронтальный желобок. Фронтальный желобок, как можно полагать, играет важную роль в улавливании и транспортировке частиц. Мелкие частицы транспортируются внутри фронтального желобка и имеют меньшую вероятность быть утерянными, чем крупные частицы, которые не

могут попасть внутрь желобка. В основании щупалец лежит ресничный вестибулярный желобок, транспортирующий пищевые частицы к ротовому отверстию. Вестибулярный желобок определенным образом связан с фронтальными желобками щупалец. В основании щупалец их боковые стороны сливаются, формируя особые структуры — разделительные гребни. Фронтальные желобки продолжаются между разделительными гребнями до самого дна вестибулярного желобка. В глубине фронтальных желобков между разделительными гребнями на дно вестибулярного желобка транспортируются самые мелкие пищевые частицы, размер которых не превышает 4-5 мкм. Более крупные пищевые объекты попадают непосредственно в вестибулярный желобок через его верхний край. Пищевые частицы, превышающие по размеру ширину вестибулярного желобка в его верхней части (25-30 мкм), теряются в процессе транспортировки к ротовому отверстию, о чем свидетельствуют размеры пищевых объектов, найденных в просвете кишечника *B. discreta*, наиболее крупные из которых составляют около 30 мкм.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект №15-29-02601 офи_м).

РОЛЬ ЭНДОКРИННЫХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ МОРФОГЕНЕЗА ЧЕРЕПА АФРИКАНСКОГО КЛАРИЕВОГО СОМА *CLARIAS GARIEPINUS* (TELEOSTEI; CLARIIDAE)

В.Б. БОРИСОВ^{1,2}, Ф.Н. ШКИЛЬ^{1,2}

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

² Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия; email: v.borisov.sev@gmail.com (В. Б. Борисов)

Эндокринные факторы имеют ключевое значение в регуляции процессов скелетогенеза позвоночных животных. Многочисленными исследованиями была установлена особая роль гормонов щитовидной железы — тиреоидных гормонов (ТГ) в качестве индуктора морфогенеза разнообразных скелетных структур у амфибий и рыб в ходе метаморфоза. В то же время участие ТГ в регуляции краниогенеза у рыб без ярко выраженных метаморфных преобразований остаётся малоизученным.

В ходе данного исследования нами изучались процессы развития черепа африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* — вида, исходно

распространённого по всей Африке и интродуцированного в ряд азиатских водоёмов вследствие коммерческой ценности. Были получены данные о времени и последовательности появления 63 костей черепа. Методами иммуноферментного анализа была определена динамика концентрации трийодтиронина (активной формы ТГ) в организме личинок и мальков *C. gariepinus*, начиная от момента выхода из яйцевых оболочек и заканчивая временем появления полного дефинитивного набора костей черепа. Обнаружена высокая корреляция периодов наиболее интенсивного появления новых костей черепа с периодами наибольшей концентрации трийодтиронина в организме рыб. В то же время проводилось изучение сроков и темпов остеокраниогенеза африканского сома в условиях индуцированного гипотиреоидизма. Для ряда костей черепа (25%) была отмечена значительная, от одной до трёх недель, задержка во времени появления, что приводило к существенной пролонгации краниогенеза, сопровождаемой замедлением темпов линейного роста.

Полученные данные свидетельствуют о важной роли ТГ в регуляции морфогенеза черепа африканского клариевого сома, а также, по всей вероятности, и многих других видов костистых рыб.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И БИТОПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЭСНОВОДНОГО РАКООБРАЗНОГО *POLYPHEMUS PEDICULUS* (CLADOCERA, ONYCHOPODA)

Л. Г. БУТОРИНА

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия; email: lgbut@mail.ru

Исследование и статистическая обработка данных количественных и меристических признаков *Polyphemus pediculus* (L.) разных возрастов, пола и сезонных поколений, составляющих одну мелководную локальную популяцию (Ярославская обл., Россия) и одну глубоководную (оз. Мичиган, США), показали необычайную пластичность его фенотипа и развития. Морфометрические признаки вида подвержены возрастной, половой, сезонной и биотопической изменчивости. Все типы изменчивости взаимосвязаны, протекают одновременно и непрерывно у всех особей в пределах одной локальной популяции, затрагивают у разных особей одни и те же количественные и меристические признаки. Интенсивность их изменения нестабильна, определяется возрастом, полом особей и условиями обитания. Количественные признаки более

изменчивы, чем меристические ($Cv\% = 25.4$ и 15.3). В мелководных популяциях наиболее высока сезонная изменчивость, возрастная выше половой. Максимально изменчивы неполовозрелые ($20.8-15.9\%$), наименее – гамогенетические самки ($16.7-10.5\%$). Неполовозрелые наиболее изменчивы весной, партеногенетические самки – летом, а разнополые особи – осенью. Стереотипные особи разных сезонных поколений популяции достоверно отличаются друг от друга ($95-99\%$) по большинству морфометрических признаков. В глубоководной популяции наиболее высока биотопическая изменчивость. Она определяет уровень возрастной и половой изменчивости, которые сокращаются с увеличением глубины обитания рачков. Изменчивость партеногенетических самок на любой глубине выше ($21.9-9.4\%$), чем неполовозрелых и разнополых особей, особенно самцов ($8.2-7.8\%$). Глубоководная популяция полиморфна, ее структура отличается сложностью. В ней выделяются три статистически достоверно различающиеся морфоформы, расположенные на разных глубинах и состоящие из микропопуляций, различающихся с достоверностью 95% . Мелководная и глубоководная морфоформы обособлены. Их особи не контактируют. Микропопуляции промежуточной морфоформы находятся в средних слоях воды, но ее отдельные особи встречаются по всей локальной популяции.

РЕВИЗИЯ РОДА *HOWARDULA* COBB, 1921 (TYLENCHIDA, ALLANTONEMATIDAE)

Н. Н. БуТОРИНА

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Москва, Россия; email: nbut@list.ru

Проведена ревизия рода *Howardula* Cobb, 1921 (syn. *Acarinocola* Warren, 1941, *Tylenchinema* Goodey, 1930). Представители рода – энтомопаразитические нематоды, локализующиеся в полости тела и половой системе хозяев. Род – сборная группа, объединяемая практически единственным признаком – отсутствием стилета у свobodноживущего самца. Пересмотрев состав рода и проанализировав морфологические особенности видов, мы оставили в составе рода 14 видов из 24, числящихся в настоящее время в роде.

Типовой вид:

Howardula benigna Cobb, 1921

ДРУГИЕ ВИДЫ:

- Howardula acris* Remillet & Waerebeke, 1976
Howardula aoronymphium Welch, 1959
Howardula apioni Poinar, Laumond & Bonifassi, 1980
Howardula colaspidis Elsey, 1979
Howardula dominicki Elsey, 1977
Howardula husseyi Richardson, Hesling & Riding, 1977
Howardula madecassa Remillet & Waerebeke, 1975
Howardula marginatus Reddy & Rao, 1981
Howardula mutilatus Devi, Rao & Reddy, 1991
Howardula neocosmis Poinar, Jaenike, Shoemaker, 1998
Howardula oscinellae (Goodey, 1930) Wachek, 1955
Syn. *Tylenchinema oscinellae* Goodey, 1930
Howardula phyllotretae Oldham, 1933
Howardula truncate Remillet & Waerebeke, 1975

К *species inquirendae* отнесены виды, описанные Warren, 1941 на *Acarina* и *Howardula acarinora* Wachek, 1955. Два вида *H. prima* и *H. stenobla*, описанные Рубцовым, 1981 на блохах и *H. belgaumensis* Raj, Reddy, 1989 из-за отсутствия полноценной информации также отнесены к *species inquirendae*. Разработан ключ для определения видов рода *Howardula*. Виды *H. albopunctata* Yatham, Rao (1980), *H. saginata* Rajashekar, Rao, Reddy, Reddy (1995) не внесены в ключ, поскольку литература, посвященная этим видам, оказалась для нас недоступна.

Работа проводилась с использованием материалов БД и ИПС Гельминтологического музея РАН при финансовой поддержке РФФИ (грант 15-29-02528 офи_м).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ И ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОВОСПРИЯТИЯ В СРЕДНЕМ УХЕ ЯЩЕРИЦ

Б. Д. ВАСИЛЬЕВ

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

При освоении суши, в силу различий в акустических сопротивлениях (импедансах) воздушной среды и жидкостной системы внутреннего уха, наземные позвоночные приобрели аппарат среднего уха, способный существенно компенсировать потери при восприятии звуковой энергии в воздухе. При этом поверхностно расположенная барабанная перепонка

(БП) оказалась подвержена воздействию внешних факторов, создающих риск ее механических повреждений, а также определяющих ее амплитудно-частотные характеристики при звуковосприятии. У ящериц защита БП от травмирования обеспечивается либо околушными складками (у стеллионов), либо в разной степени развитым наружным слуховым проходом. Защитные функции наружного слухового прохода особенно наглядны у ящериц, образ жизни которых сопряжен с повышенным риском повреждения БП. Соответствующие преобразования среднего уха можно представить в виде «коэффициента защищенности», который представляет собой отношение: площадь БП (мм²) × длина наружного слухового прохода (мм) / площадь наружного слухового отверстия (мм²). Среди изученных нами видов этот коэффициент оказался наибольшим (4.6-17.7) у обитателей сыпучих грунтов или плотной растительности, и наименьшим (0.3-1.0) - у обитателей скальных грунтов. У исходно роющих форм БП либо скрыта под кожей, либо исчезает. Характерно, что у видов с недоразвитым наружным слуховым проходом БП имеет большую толщину (до 20 мкм), тогда как у видов с хорошо защищенной БП ее толщина минимальна (4-8 мкм). Эти морфологические параметры БП у разных ящериц отчетливо коррелируют с частотной проводимостью их среднего уха в целом, что подтверждается резонансными характеристиками, полученными в свободном звуковом поле с помощью акустических зондов, подведенных к отверстию евстахиева прохода. Показано, что у видов с хорошо защищенной тонкой БП диапазон воспринимаемых частот достигает 6-7 октав и заметно сдвинут в область высоких звуков (6-7 кГц), тогда как у видов со слабо защищенной утолщенной БП воспринимаемый диапазон не превышает 5 октав с областью наилучшего частотного восприятия в полосе 2.5-3.0 кГц.

ГЕТЕРОХРОНИИ В РАЗВИТИИ СКЕЛЕТА ТРИТОНОВ (SALAMANDRIDAE) С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ЭМБРИОНИ- ЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

А. Б. ВАСИЛЬЕВА

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

Хвостатые амфибии (Urodela) обладают большим разнообразием форм онтогенеза, и развитие их скелета сильно зависит от особенностей индивидуального развития. Так, у неотенических форм во взрослом состоянии сохраняются личиночные признаки черепа, например, наличие

провизорных костей. Напротив, у форм с крайней эмбрионизацией онтогенеза (прямым развитием) провизорные кости даже не закладываются, как у некоторых саламандр сем. *Plethodontidae*. В других группах хвостатых встречаются виды с частичной эмбрионизацией, при которой личинки покидают яйцо на более продвинутых стадиях развития по сравнению с неэмбрионизированными формами. Ранее на примере представителей сем. *Hynobiidae* (*Onychodactylus*, *Hynobius*) и *Salamandridae* (*Chioglossa*, *Mertensiella*) показано, что частичная эмбрионизация приводит к гетерохрониям в развитии скелета. Мы сравнили ранние этапы скелетогенеза у азиатских тритонов *Synops ensicauda* и *Paramesotriton guangxiensis* с разной степенью эмбрионизации онтогенеза. Показано, что у *S. ensicauda* личинки выходят из яйца без каких-либо костных элементов скелета, тогда как у эмбрионизированного *P. guangxiensis* к моменту вылупления имеется ряд окостенений в черепе, позвоночнике и конечностях. У *S. ensicauda* последовательность закладки костей черепа сходна с таковой у других неэмбрионизированных тритонов (*Lissotriton*, *Pleurodeles*, *Tylototriton*), у которых раньше других появляются провизорные кости, а окостенение позвоночника наступает после появления первых костей черепа. Напротив, у *P. guangxiensis* формирование закладок части провизорных костей смещено на более позднюю стадию, и им предшествует появление элементов челюстной дуги и подвески, а оссификация позвоночника начинается раньше, чем оссификация черепа. Эти хронологические смещения сходны с гетерохрониями в развитии скелета других эмбрионизированных хвостатых и свидетельствуют об общих закономерностях эволюции скелетогенеза, связанной с эмбрионизацией. Предположительно, относительно ускоренное формирование челюстной дуги и подвески, а также осевого скелета, создает преимущества для видов с реофильными личинками.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ФОРМЫ РАКОВИНЫ У ПРЭСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

М. В. Винарский

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Все многообразие форм раковины у пресноводных легочных моллюсков (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeiformes) может быть сведено к трем базовым типам, характеризующим отдельные семейства и рода в их составе. Это — турбоспиральная раковина (семейства *Lymnaeidae*,

Physidae, Planorbidae), плоскоспиральная раковина (Planorbidae) и колпачковидная раковина (семейства Acroloxidae, Lymnaeidae, Planorbidae). Данные палеонтологии и современной молекулярной филогенетики показывают, что эволюционный переход от одного типа к другому в пределах рода или подсемейства может происходить независимо и неоднократно, причем иногда очень быстро в геологическом масштабе времени. Зачастую столь радикальные изменения не сопровождаются заметной дивергенцией по стандартным маркерным генам (COI, *cyt b*, ITS-2), используемым в современной малакологической систематике, хотя у лимнеид переход от типичной для семейства турбоспирали к колпачковидной раковине сопровождался качественными преобразованиями половой системы (у рецентного рода *Lanx*) и образованием на раковине сифональной вырезки неясного адаптивного значения (у ископаемого рода *Valenciennius*). В целом, причины, обуславливавшие смену типа раковины в филогенезе не вполне понятны и, вероятно, не являются универсальными для всех случаев. Удовлетворительная функциональная интерпретация предложена только для вымерших колпачковидных форм из гигантских древних озер (Паннонское и др.). Для ныне живущих форм, изученных генетически, предлагаются неадаптивные объяснения, опирающиеся на вероятные эпигенетические механизмы. Это тем более вероятно, что спонтанные преобразования типа раковины у ныне живущих моллюсков могут встречаться в качестве редкой индивидуальной аномалии. Предлагается рассматривать вопрос о механизме смены типа раковины в рамках известной модели Раупа (Raup, 1966), предлагающей количественное описание роста раковины с помощью нескольких параметров, значения которых могут непрерывно изменяться как в онтогенезе, так и в филогенезе брюхоногих моллюсков.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

Е. А. Водясова¹, Н. И. Абрамсон²

¹ Институт морских биологических исследований, Севастополь, Россия; email: eavodiasova@gmail.com (Е. А. Водясова)

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: Nataliya.Abramson@zin.ru (Н. И. Абрамсон)

Европейский анчоус (*Engraulis encrasicolus*) является важным промысловым видом, занимая первое место по объему вылова в Чёрном

море. В азово-черноморском бассейне выделены два подвида: *Engraulis encrasicolus ponticus* Aleksandrov (черноморский анчоус) и *Engraulis encrasicolus maeoticus* Puzanov (азовский анчоус). Проводимые до настоящего времени исследования по их изучению в основном базировались на анализе морфологических параметров, с применением классических методов. Данная работа посвящена сравнению изменчивости основных морфологических признаков, использующихся для выделения подвидов, с данными по изменчивости фрагмента митохондриального гена цитохрома б (цитб). Материалом для настоящего исследования послужили особи европейского анчоуса, собранные в акватории Чёрного и Азовского морей в 2011-2015 гг. Подвидовая принадлежность определялась на основе общепринятых морфологических критериев. Все рассматриваемые группы хамсы характеризуются высоким значением гаплотипического разнообразия ($Hd=0.962$). Распределение гаплотипов имеет характерный для морских рыб вид: небольшое число гаплотипов имеет высокую частоту, однако основная их часть является уникальными. Было выявлено два преобладающих гаплотипа, которые встречаются во всех пробах анчоуса и имеют одинаковую частоту у обоих подвидов. Генетической дифференциации между азовским и черноморским анчоусом на основании данных об изменчивости митохондриального гена цит б обнаружено не было. Морфологические отличия между азовской и черноморской хамсой могут быть объяснены нормой реакции на различные внешние факторы (кормовая база, температура, соленость) в местах нагула. Отрицательные значения теста на нейтральность ($D=-2.24^{**}$, $FS=-45.14^{**}$) свидетельствуют об экспансивном росте популяций анчоуса в азово-черноморском бассейне, что согласуется с ихтиологическими данными о восстановлении численности хамсы в регионе.

ЧЕЛЮСТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ТРОХОФОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Е. В. Ворцепнева, А. Л. Михлина, А. Б. Цетлин

Московский государственный университет, Москва, Россия; email: vortsepneva@gmail.com (Е. В. Ворцепнева)

Глоточное вооружение трохофорных животных отличается высоким разнообразием, в разных группах имеются кутикулярные или пропитанные известью челюсти, радулы, отдельные зубы, а также стилеты внутриклеточного происхождения. Единственное, что на первый взгляд объединяет эти структуры — это способ формирования за счет синтезирующей

активности эктодермального эпителия фарингеальной полости. Для анализа закономерностей строения и формирования в онтогенезе глоточного вооружения в двух центральных кладах Trochozoa – аннелидах и моллюсках, с помощью современных и классических методов морфологических исследований нами была изучена морфология и ультратонкое строение армированных структур (челюсти и радулы) десяти видов моллюсков и одного вида аннелид. Для исследования были выбраны брюхоногие моллюски из разных групп (Patellogastropoda, Fissurellidae, Neogastropoda, Opisthobranchia) с разными пищевыми предпочтениями, а также с разным механизмом формирования и смены челюстей в онтогенезе и один вид аннелид (Onuphidae). Анализ наших новых оригинальных и литературных данных позволил определить некоторые закономерности функционирования эпителия при формировании глоточного вооружения, которые можно свести к следующей схеме: все кутикулярные структуры трохофорных животных, вне зависимости от функций и локализации, можно разделить по типу секреции на три группы (апокринная, голокринная секреции и экзоцитоз), по количеству клеток формирующих армированный элемент – на две группы (одно-клеточные структуры и многоклеточные структуры), по периодичности синтеза – на две группы (периодический синтез с возможностью чередовать фазы синтеза и отдыха и непрерывный синтез с последующей гибелью клеток после завершения формирования структуры). При этом все типы могут быть представлены в независимых группах в разных комбинациях, что может являться свидетельством невероятной пластичности эктодермы и наличия некоторого обозримого общего набора паттернов, характерных для эктодермы всех трохофорных животных.

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАРЕНХИМЫ ТРИКЛАД

Г. Р. ГАЗИЗОВА, Я. И. ЗАБОТИН, А. И. ГОЛУБЕВ

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: grgazizova@gmail.com (Г. Р. Газизова)

Одной из главных черт организации плоских червей является наличие у них особой ткани, заполняющей пространство между внутренними органами – паренхимы. Она играет важную роль в интеграции всех систем органов и выполняет опорную, транспортную, запасающую функции, участвует в регенеративных процессах. Среди разных таксономических групп плоских червей встречаются различные варианты

строения и состава клеточных элементов паренхимы. Ее изучение важно для понимания основных закономерностей эволюционной морфологии этого типа животных.

В рамках сравнительно-морфологического исследования паренхимы в различных таксонах плоских червей, с целью определения тенденций ее эволюционного развития нами был проведен сравнительно-морфологический анализ ультратонкого строения паренхимы четырех видов триклад: пресноводных *Dendrocoelum lacteum* (Dendrocoelidae, Paludicola), *Baikalobia guttata* (Dendrocoelidae, Paludicola), *Archicotylus stringulatus* (Dendrocoelidae, Paludicola) и морской *Uteriporus vulgaris* (Uteriporidae, Maricola). Представители эти видов фиксировались в 1% растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере, а затем обрабатывались по стандартной методике, принятой в электронной микроскопии. Ультратонкие срезы были изучены с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Jeol JEM-100CX II (Япония).

У пресноводных триклад обнаружено три типа паренхимных клеток, каждый из которых характеризуется определенной морфологией и функциями. В составе паренхимы морской триклады *U. vulgaris* обнаружено четыре типа клеток, отличных по строению от своих аналогов у пресноводных триклад. В частности, присутствующие в цитоплазме одного из типов клеток фагосомы свидетельствуют о пищеварительных процессах за пределами кишечника. Отмечена топографическая приуроченность некоторых типов клеток в отношении других тканей, что говорит об усилении клеточной специализации паренхимы. Высокая степень морфофункциональной дифференцировки этой ткани и ее интегрированности с другими системами органов может рассматриваться как критерий прогрессивной эволюции.

О ЧЕРЕДОВАНИИ БЕСПОЛОГО И ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

П. И. ГЕРАСЕВ

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: gerasev_vermes@zin.ru

Бесполое размножение (БР) — древнейшая форма существования вида. У простейших БР осуществляется делением надвое и шизогонией, у губок — геммулами, а у кишечнотелостных в жизненном цикле (ЖЦ) имеется закономерное чередование БР и полового размножения (ПР). Это приводит у гидроидных и коралловых полипов к формированию колонии. У цестод БР почкованием формирует стробилу и ценур. У моногеней

(Gyrodactylidae) внутри одного червя при живорождении по принципу матрёшки формируются 2–3 дочерние особи. К этому приводит однополое размножение без оплодотворения – партеногенез (П). ЖЦ трематод можно трактовать как гетерогонию (ПР и П), если изначально моллюсков заражали гермафродитные черви, или как метагенез (ПР и БР), если первоначальное заражение моллюсков связано с неполовозрелой личинкой. Чередование П и ПР характерно для мшанок, ракообразных, насекомых и других групп беспозвоночных. У паразитических наездников увеличение инвазии идет за счет *полиэмбрионии* (ПЭ). П отмечен у всех позвоночных животных, за исключением млекопитающих. Однако у них встречается ПЭ (броненосцы). У зеленых растений после их выхода из воды на сушу имело место последовательное сокращение в ЖЦ роли *гаметофита* ($G = 1n$; ПР) при преобладающем значении *спорофита* ($S = 2n$; БР). Однако в Ордовике–Силуре сложность обитания в полуводной–воздушной среде привело к объединению у мхов в один организм С, обитающего на Г. В Карбоне во влажном и теплом климате получили расцвет хвощи, плауны, папоротники и т.п. с отдельным, независимым обитанием С и Г. Сухая и холодная Пермь «вынудила» у голосеменных уже Г поселиться на С. В Мелу у покрытосеменных женский Г (зародышевый мешок) стал располагаться в завязи, формируемой за счет С, куда прорастает мужской Г (пыльца). Наряду с этим у растений широко представлен и П. Чередование ПР и БР или П, или ПЭ аналогично наличию в ЖЦ метаморфоза, при котором личиночные (неполовозрелые) стадии поддерживают высокую численность вида и не конкурируют за эконишу, пищевые ресурсы, полового партнера со взрослыми особями, для которых основной задачей постепенно становится реализация только полового процесса.

МЕХАНИЗМ ГАРПУННОГО УДАРА ЦАПЛИ

Е. Е. Грицьшина¹, А. Н. Кузнецов¹, А. А. Панютина^{1,2}

¹ Московский государственный университет, Москва, Россия; email: cat2809@yandex.ru

² Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

Цапли знамениты гарпунным ударом, используемым при ловле добычи. Анализ съёмок *Egretta garzetta* показал, что среднее время броска составляет ~ 0.015 с, а среднее ускорение превышает 30g. До сих пор не известен механизм, позволяющий цаплям развивать такую скорость движения головы.

Позвоночник цапель характеризуется односторонней вертикальной подвижностью между позвонками. C_{VI} (6-ой шейный позвонок) обладает морфологическим дуализмом, за счёт чего на границе с ним происходит резкая смена высокой вентральной подвижности между предшествующими позвонками на дорзальную подвижность между последующими. При напряжении дорзальных и вентральных длинных мышц (*mm. longi colli*) шея цапли подобна взведённому арбалету. Ключевой сустав между V-VI позвонками (перед C_{VI}) удерживается в согнутом состоянии вентральными мышцами, а сустав VI-VII переразогнут дорсальными, т.е. шея имеет Z-образную форму. При напряжении мышц в их сухожилиях накапливается упругая энергия. Для ее высвобождения необходимо, чтобы в обоих ключевых суставах распрямляющие моменты перебороли складывающиеся. Тогда произойдёт резкое распрямление с выбросом запасенной энергии. Для смещения моментов в пользу распрямления шеи возможно использование двух спусковых механизмов: инерционного и мышечного. При первом «спуск» инициируется движением тяжёлой головы вперёд. Мышечный же «спуск» выполняет порция *m. longus colli ventralis* от C_{VI} к T_{III} . Сокращаясь, эта мышца совместно с другими уже напряжёнными вентральными мышцами пересиливает дорсальные в суставе VI-VII. По расчётам у *Ardea cinerea* сухожилия длинных мышц шеи способны накопить ~0.7 Дж, а сухожилие «спусковой» порции еще ~0.5 Дж. Т.е. суммарная энергия, высвобождающаяся при гарпунном ударе, составляет ~1.2 Дж, что и позволяет придать голове скорость ~5 м/с на отрезке в 37 мм (длина C_{VI}). Только за счёт укорочения мышечных волокон без использования упругой энергии сухожилий, такой разгон на коротком отрезке был бы невозможен. Вероятно, цапля использует инерционный «спуск» при ловле мелкой добычи, а оба механизма — для совершения мощного броска во время охоты на крупную.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (15-29-02771).

КОНХОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ У НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Н. В. ГУРАЛЬ-СВЕРЛОВА

Государственный природоведческий музей НАНУ, Львов, Украина; email: sverlova@pip-mollusca.org

Наружная раковина играет важную роль в терморегуляции наземных моллюсков, помогая избежать не только опасного для жизни перегрева их мягкого тела, но и тесно связанного с ним увеличения интенсивности

испарения влаги с поверхности кожи, ведущего к обезвоживанию и смерти. Однако при оценке роли конхологической изменчивости, в том числе внутривидовой, в процессах терморегуляции у наземных улиток обычно главное внимание обращают на влияние окраски раковины (или верхней части раковины) на интенсивность ее нагрева прямыми солнечными лучами. Но, во-первых, в поддержании оптимального теплового баланса могут быть задействованы различные конхологические признаки или их комплексы: окраска раковины в целом и отдельных ее фрагментов, толщина раковинных стенок, скульптура поверхности, размеры и форма (пропорции) раковины. Во-вторых, важную роль в терморегуляции имеет не только интенсивность поглощения тепловой энергии поверхностью раковины, но и то, насколько быстро избыточное тепло может быть излучено поверхностью раковины.

Очень затрудняет анализ терморегуляционного значения конхологической изменчивости тот факт, что один и тот же признак может способствовать и более быстрому нагреву поверхности раковины, и более быстрому излучению избыточной тепловой энергии во внешнюю среду. Это касается не только окраски раковины, но также ее размеров и формы. Чем меньше раковина, и чем более ее форма отличается от шаровидной, тем больше относительная поверхность раковины, тем интенсивнее процессы поглощения и излучения ею тепловой энергии. Хорошо выраженная поверхностная скульптура (например, в виде поперечных ребрышек) не только придает стенкам раковины большую механическую прочность, но и увеличивает площадь поверхности раковины.

Интересной разновидностью поверхностной скульптуры раковин наземных моллюсков являются волоски, которым приписывают различные функции. Однако до сих пор не учитывали тот факт, что густые волоски на поверхности раковины могут снижать конвекцию соприкасающегося с поверхностью раковины воздуха, уменьшая тем самым испарение воды через стенки раковины и теплоотдачу с ее поверхности.

ПЕРЕСТРОЙКИ ОНТОГЕНЕЗА В ЭВОЛЮЦИИ ПРИМИТИВНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ РОДА *VOLVOX*

А. Г. ДЕСНИЦКИЙ¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: adesnitskiy@mail.ru, a.desnitsky@spbu.ru

Жгутиконосцы рода *Volvox* предоставляют возможность изучать онтогенез в относительно простой системе, состоящей из двух типов клеток,

соматических и репродуктивных. В ходе цикла бесполого развития у 9 из 22 видов вольвокса (например, *Volvox carteri* и *V. spermatosphaera*) длительный период роста гонидий (бесполох репродуктивных клеток) сопровождается палинтомической серией быстрых делений без клеточного роста, которые могут проходить в темноте. Филогенетический анализ показывает, что эти признаки являются анцестральными, тогда как медленные и зависимые от света деления гонидий (например, у *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius*) возникли конвергентно по крайней мере в трех линиях рода *Volvox*. У данных видов вольвокса с редуцированной палинтомией период дробления гонидий растянут на несколько дней: деления начинаются утром первого дня, останавливаются ночью, возобновляются утром следующего дня, снова останавливаются ночью и т.д. Подчеркнем, что *V. aureus* (в отличие от *V. carteri*) способен завершить цикл бесполого развития при коротком фотопериоде (режим 8 ч свет / 16 ч темнота вместо стандартного режима культивирования 16 ч свет / 8 ч темнота). Отметим также, что в относительно высоких широтах Северного полушария (к северу от 50–57° с. ш.) встречаются только *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius*. Поэтому есть основания предполагать, что упомянутые эволюционные переходы, осуществленные путем редукции палинтомии, могли иметь место как адаптации к коротким зимним и длинным летним дням в высоких широтах в условиях теплого климата в глубоком прошлом. В настоящее время палинтомические виды вольвокса и виды с редуцированной палинтомией сосуществуют в низких широтах.

ПРИМЕНЕНИЕ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВАРИАбельНОСТИ ФОРМЫ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ СТРУКТУР МОНОГЕНЕЙ РОДА *LIGOPHORUS* EUZET & SURIANO, 1977

Е. В. ДМИТРИЕВА, А. М. Лях, М. П. ПОПЮК

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН,
Севастополь, Россия; email: genijadmitrieva@gmail.com (Е. В. Дмитриева)

Шестьдесят шесть номинальных видов моногений рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 различаются, главным образом, по форме и размерам склеротинизированных структур прикрепительного диска и половой системы. Для идентификации видов по этим признакам применяется морфометрический подход, в котором форма этих структур

описывается совокупностью линейных размеров между ключевыми точками, определенным образом расположенных на границах их изображений (например, Гусев, 1983; Пугачев, 1988; Dmitrieva et al., 2007; Soo, Lim, 2015). Основные недостатки традиционной морфометрии связаны с «плавающим» расположением ключевых вершин и с неоднозначным описанием формы набором линейных размеров. Методы геометрической морфометрии анализируют не расстояния, а координаты меток, которые трансформируются в дескрипторы формы, инвариантные к вращению, перемещению и масштабированию (Bookstein, 1997). Подобные морфометрические дескрипторы дают возможность сохранять в цифре, сравнивать, классифицировать и идентифицировать формы структур, используемых в таксономии моногеней (Vignon, Sasal, 2010; Rodriguez-Gonzalez et al., 2015; Khang et al., 2016).

Эти подходы были применены к описанию и сравнению прикрепительных структур гаптора пяти видов *Ligophorus*, паразитирующих на *Liza* spp. в Чёрном море. Изображения прикрепительных образований моногеней очерчивали в векторном редакторе замкнутыми кривыми. С помощью эллиптического преобразования Фурье координаты кривых трансформировали в гармоники (Kuhl, Giardina, 1983). Методами многомерной статистики проанализированы вариабельность и схожесть дескрипторов форм прикрепительных структур исследованных видов. Для двух из них: *L. llewellyni* и *L. pilengas* размах внутривидовой изменчивости оказался выше межвидовых различий.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 15-29-02684офи_м.

ДИНАМИКА СВЯЗЫВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЛЕКТИНОВ ПОВЕРХНОСТНЫМИ РЕЦЕПТОРАМИ МОРУЛЯРНЫХ КЛЕТОК ГОЛОТУРИИ *EUPENTASTA FRAUDATRIX* ПРИ ЗА- ЖИВЛЕНИИ РАНЫ

Л. С. ДОЛМАТОВА

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
Владивосток, Россия; email: dolmatova@poi.dvo.ru

Голотурии обладают высокой способностью к регенерации частей тела и заживлению ран. В этих процессах большую роль играют иммунные клетки, одним из основных типов которых у голотурий являются морулярные (МК) (Chia, Xing, 1996). В данной работе исследована

динамика связывания FITC-меченых растительных лектинов из *Dolichos biflorus* (DB) и *Glycin Max* (GM) и конканавалина А (кон А) поверхностными рецепторами МК (обогащенная фракция) голотурии *Eupentacta fraudatrix* при заживлении поверхностного надреза стенки тела. Показано, что в норме DB связывался с $37.8 \pm 3.2\%$ МК. Повреждение стенки тела вызывало значительное снижение этого показателя через 2 сут и вплоть до 7 сут наблюдения. Напротив, связывание кон А с МК, составившее в норме $29.2 \pm 3.8\%$, было достоверно повышенным в первые 4 сут. Связывание GM с МК к 4 сут не менялось существенно по сравнению с контролем. Учитывая специфичность связывания DB с N-ацетил- α -D-галактозамином, с которым связываются и синтезируемые самими голотуриями цитотоксичные лектины (Suzuki et al., 2003), можно предполагать, что снижение связывания DB с МК вызвано конкуренцией между DB и цитотоксичными лектинами за связывание с поверхностными рецепторами клеток, что может сопровождаться стимуляцией дегрануляции МК и высвобождением цитокинов и маннан-связывающего лектина. Значительное же возрастание связывания кон А в МК свидетельствует о возможном снижении конкуренции за связывание с поверхностными рецепторами МК между кон А, специфичным к маннозе, и собственным маннан-связывающим лектином голотурий в результате интенсивного связывания последнего в поврежденных тканях. Полученные данные свидетельствуют о фенотипических изменениях морулярных клеток в процессе заживления раны, связанных как с собственной их функциональной активностью, так и, по-видимому, с взаимодействием с гуморальными продуктами фагоцитов.

ПОЛИМОРФИЗМ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК РЕСНИЧНЫХ ЧЕРВЕЙ (ASCOELOMORPHA, PLATHELMINTHES)

И. М. ДРОБЫШЕВА

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: irina.droby@gmail.com

Стволовые клетки ресничных червей, необласты, являются единственным источником клеточного умножения и возобновления в постэмбриональной жизни интактных и регенерирующих животных. Занимая ключевые позиции на филогенетических схемах Bilateria, турбеллярии могут служить подходящей моделью для выяснения исходного состояния стволовой клетки в первичных тканях. В настоящей работе суммированы результаты собственного исследования и

литературные данные по ультраструктурным признакам небластов у турбеллярий из разных таксонов.

Согласно принятой характеристике небласта, эта клетка округлой формы и небольших размеров отличается высоким ядерно-цитоплазматическим отношением и имеет бедную органеллами цитоплазму, исключая свободные рибосомы и митохондрии. В ядре присутствует ядрышко, мелкие блоки гетерохроматина разбросаны равномерно, периферический конденсированный хроматин не развит (*Acoela*, *Macrostomida*, *Tricladida*). Детальное изучение морфологии небластов выявляет не только разноразмерность стволовых клеток внутри пролиферативного пула, но и различную степень гетерохроматизации ядер, с сопутствующим более рельефным блокам гетерохроматина появлением в цитоплазме АГ и отдельных цистерн ШЕР. У *Catenulida* и микростомид из *Macrostomida*, кроме обычной, имеется особая популяция небластов с центриолями в цитоплазме. Не все стволовые клетки у *Tricladida* содержат хроматоидные тельца. Эти структуры отмечены также в небластах у *Polycladida* и *Catenulida*. В небластах *Lecithoeritheliata* обнаружены необычные рыхлые тельца и кластеры гранул. По-видимому, наблюдаемый полиморфизм небластов обусловлен как фазами клеточного цикла и ранними стадиями специализации, так и гетерогенностью всего пролиферативного пула, в котором отдельные субпопуляции характеризуются индивидуальным клеточным циклом. Последнее подтверждается молекулярными данными (Moritz et al., 2012) и наводит на мысль о том, что турбеллярии воспроизводят оригинальную фазу становления в эволюции камбиальности тканевых систем.

Работа выполнена на базе ЦКП «Таксон» при участии ЗИИ РАН (№ госрегистрации 01201351194) и поддержке гранта РФФИ № 16-04-00593 А.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПОЛИХЕТЫ *NAMANEREIS LITTORALIS* (GRUBE, 1876) (NEREIDIDAE, NAMANEREIDINAE)

Е. Е. ЕЖОВА

Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Атлантическое отделение,
Калининград, Россия; email: igelinez@gmail.com

Рассмотрено размножение и эмбриональное развитие мелкой полихеты *Namanereis littoralis* (Nereididae: Namanereidinae), широко распространенной в литорально-супралиторальных биотопах побережья

Тихого океана. Вид принадлежит к «группе видов *Namanereis littoralis*», объединяющей таксоны, трудноразличимые морфологически. Систематика и филогения полихет этой группы остается неразрешенной на уровне рода и подсемейства. Изучение онтогенеза актуально для понимания филогении этой малоизученной группы. Имеются лишь краткие заметки о размножении нескольких видов наманереидин в таксономических работах, данные Feuerborn (1931) по двум видам и наши данные (2011) по *N. littoralis*. Описано размножение и развитие *N. littoralis*, типичного представителя одной из двух ветвей подсемейства в сравнении с филетической линией, представленной родом *Namalycastis*.

N. littoralis – раздельнополый вид. Оформленных гонад нет, оогенез экстраовариальный, оплодотворение наружное, эпитокные преобразования тела и параподий отсутствуют, что характерно для подсемейства в целом. Всего две полилецитальные яйцеклетки (520x270 мкм) полностью заполняют сегмент тела. Плодовитость не превышает нескольких десятков яиц, в отличие от представителей рода *Namalycastis*, продуцирующих многочисленные мелкие (120 мкм) яйца. Стадии подвижной личинки у *N. littoralis* нет, развитие прямое, непелагическое, в слизистых кладках, эмбриогенез до выхода ювенила происходит в яйцевой капсуле. В онтогенезе намаликастисов присутствуют типичные планктонные трохофора и нектохета. У наманереиса имеется эмбрионизированная неподвижная трохофора, стадия нектохеты не отмечена. Эмбриогенез у представителей обоих клад характеризуется как плезиоморфными, так и апоморфными чертами. Гомоквадрантное дробление, щелевидный бластопор сближают группу с архианнелидами и свидетельствуют о ее древности. Отмечена двуветвистость параподий у 6-дневного эмбриона, выявленная также и в роде *Namalycastis*, что является рекапитуляцией и поддерживает мнение Фойерборна: Namanereidinae произошли от нереидного предка путем редуций и утрат.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ХЕЛИЦЕР ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, HYDRACHNIDIA)

О. Д. ЖАВОРОНКОВА

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

Водяные клещи на дейтонимфальной и половозрелой стадиях питаются, высасывая ракообразных, личинок хирономид, кладки водных

насекомых, икру рыб. Гнатема — ротовой аппарат гидрахнидий, представлена системой органов, объединенных склеротизированной капсулой, к которой дорсально причленяются 2-члениковые хелицеры, лежащие в гипостомальном желобе, латерально — 5-члениковые педипальпы. Хелицеры состоят из расширенных цилиндрических базальных сегментов и колюще-режущих апикальных члеников — хел. Движение хелы определяется работой мышц антагонистов. Наиболее просто устроены хелицеры клещей р. *Hydryphantes* Koch, 1841 (сем. *Hydryphantidae*), имеющие заостренные стилетовидные хелы, внутренние поверхности которых несут желобки. У водяных клещей р. *Hydrachna* Müller, 1776 (сем. *Hydrachnidae*) базальный и апикальный членики хелицер срослись, образовав единый колющий орган, используемый при питании, и при откладке яиц. Хелицеры р. *Piona* Koch, 1842 имеют ножевидные хелы, снабженные глубокими желобками. Внешне хелы вооружены рядами зубцов, внутренние поверхности выстланы рядами бахромок. Хелицеры клещей сем. *Arrenuridae*, *Mideopsidae* и *Oxidae* расширены и в базальной, и в апикальной частях. Внутренняя область хел скульптурирована волокнами. Верхние участки заострены и снабжены 2 рядами шипиков. Гидрахнидии сем. *Limnocharidae*, *Piersigiidae* и *Eylaidae*, обладающие гипостомальным прикрепительным диском, имеют хелицеры сходного строения. Хелы представителей этих семейств укорочены и изогнуты почти под прямым углом. У эйлаид и пиерсигид базальные сегменты вздуты и медиально соединены кожистой мембраной, хелы булавовидные, несут в основании полости, заполненные секретом. Хелицеры лимнохареса срослись с внутренними стенками базальных сегментов.

ПЕРВИЧНЫЕ ПРОЕКЦИОННЫЕ ОБЛАСТИ АНТЕННАЛЬНЫХ АФФЕРЕНТОВ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ ДОМОВОГО СВЕРЧКА *ACHETA DOMESTICUS* L.

М. К. ЖЕМЧУЖНИКОВ, А. Н. КНЯЗЕВ

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

Антенна насекомого — это мультисенсорный орган, на котором расположены механо-, хемо-, термо- и гигрорецепторы. Активация этих рецепторов может инициировать как «простые» движения, так и сложные формы поведения насекомого: от движений антенной

до координации полета и грумминга. Чувствительные нейроны сенсилл перечисленных модальностей формируют антеннальный нерв, который в свою очередь подразделяется на различные тракты. Исследование проекций данных трактов у домового сверчка из отряда прямокрылых и их сравнение с представителями других отрядов насекомых было целью нашего исследования.

В соответствии с данными лазерной конфокальной микроскопии после прокрашивания флуоресцентными красителями антеннальный нерв после выхода из антенны подразделяется на четыре тракта, которые заканчиваются в антеннальном мото-механосенсорном комплексе (АММК), вентральной зоне афферентов флагеллума (ВЗАФ), антеннальной доле (АД) и подглоточном ганглии (ПГ). АММК, ВЗАФ и ПГ традиционно относят к первичным механосенсорным проекционным зонам, а гломерулы АД – к первичным обонятельным. Интересно, что при сравнении с представителями других отрядов (двукрылых, чешуекрылых) было обнаружено, что в отличие от них у исследованного вида механорецепторная информация не поступает напрямую от антенны в брюшную нервную цепочку. Мы связываем данную особенность с меньшим значением антенн для корректировки полета у прямокрылых, чем у представителей указанных отрядов.

СХОДНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В РАЗВИТИИ ПОДКОЖНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ГРЫЗУНОВ *STENOCHYSTRICA* И НЕКОТОРЫХ ХИЩНЫХ

О. В. ЖЕРЕБЦОВА, А. Н. ДАВЫДОВА

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: hedgol@yandex.ru

Проведено сравнительное изучение подкожной мускулатуры (*m. cutaneus trunci*) у представителей не так давно выделенной филогенетической клады *Stenochystrica*, характеризующихся различными направлениями адаптаций: *Dasyprocta aguti*, *Chinchilla lanigera*, *Octodon degus*, *Laonastes aenigmamus*, *Stenodactylus gundi*, *Hystrix indica*, *Proechimys* sp.

У всех исследованных грызунов, за исключением *Laonastes* и *Stenodactylus*, выявлено значительное сходство в строении подкожной мышцы, проявляющееся в ее значительном усложнении: двухслойный план строения, развитие как медиальной, так и латеральной головок, наличие грудобрюшной порции *pars thoracoabdominalis*.

У *Laonastes* и *Ctenodactylus* строение *m. cutaneus trunci* более простое, сходное с таковым многих слабо специализированных форм млекопитающих: подкожная мышца практически однослойная, и имеется только одна медиальная головка. В то же время у *Laonastes* и *Ctenodactylus* наблюдается начальная стадия формирования порции *thoracoabdominalis*. По степени развития и дифференцировки подкожной мышцы *Laonastes* и *Ctenodactylus* значительно уступают представителям *Hystricognathi*, проявляя архаичные черты, характерные, очевидно, для предковых форм базального ствола *Ctenochoystrica*.

Похожие тенденции в морфогенезе *m. cutaneus trunci* наблюдаются и у некоторых хищных. Так, в пределах куньих (*Mustelidae*) у большинства мелких форм (*Mustela altaica*, *M. nivalis*, *M. eversmannii*, *M. lutreola*, *M. sibirica*, *Neovison vison*) наряду с медиальной, получает развитие и латеральная головка подкожной мышцы, закрепляющаяся спереди в плечевой области (*portio brachialis*). Однако у горностая (*Mustela erminea*), так же как и у куницы (*Martes martes*), этого не происходит. Особенности строения *m. cutaneus trunci* у горностая согласуются с имеющимися представлениями о его базальном положении в группе палеарктических видов *Mustela*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-03688-а.

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ЖЕНСКИХ КОПУЛЯТИВНЫХ ОРГАНОВ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА) В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ

Я. И. ЗАБОТИН

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Институт фундаментальной медицины и биологии, Казань, Россия; email: Yaroslav_Zabotin@rambler.ru

Была исследована ультраструктура сперматозоидов и яйцеклеток четырех видов *Acoela* из различных семейств: *Archaphanostoma agile* (*Isodiametridae*), *Otocelis rubropunctata* (*Otocelididae*), *Symsagittifera japonica* (*Sagittiferidae*) и *Amphiscolops* sp. (*Convolutidae*). Кроме того, у двух последних видов была изучена ультраструктура женских копулятивных органов (бурс).

Наиболее ранние яйцеклетки *Acoela* характеризуются малым количеством желтка, отсутствием первичной оболочки и формирующих ее гранул. Созревающие ооциты богаты желтком и находятся в тесном контакте с многоотростчатыми дополнительными

клетками. Наконец, полностью зрелые яйцеклетки покрываются первичной оболочкой, а дополнительные клетки подвергаются фагоцитозу со стороны клеток паренхимы.

Бурсы исследованных видов Асоела снабжены одним (у *S. japonica*) или двумя (у *Amphiscolops* sp.) наконечниками, направленными вперед. Стенка бурсы *S. japonica* образована тремя тонкими слоями мышечных волокон (кольцевым, продольным, вторым кольцевым). У *Amphiscolops* sp. каждый наконечник имеет форму слегка изогнутого конуса, образованного «стопкой» плоских округлых клеток, каждая из которых в центре пронизана отверстием. Цитоплазма центральных участков заполнена электронно-плотным материалом – по всей вероятности, актиновыми волокнами.

В ходе эволюции ацел формула аксонемы жгутиков сперматозоидов меняется с 9+2 (у *A. agile*, однако у данного вида был обнаружен и абберантный вариант 9+4) на 9+0 (у *S. japonica* и *Amphiscolops* sp.); промежуточные состояния демонстрируют спермии *O. rubropunctata*, где аксонема начинается как 9+2, но заканчивается как 9+0. Свободные микротрубочки либо занимают кортикальное положение (у *A. agile*), либо на протяжении длины сперматозоида меняют его с аксиального на дистальное (у *O. rubropunctata* и *Amphiscolops* sp.) или на кортикальное (у *S. japonica*). К числу видоспецифических признаков можно также отнести наличие дополнительных опорных образований – пары «хвостовых тяжей» у *A. agile* и «губчатых тел» у *Amphiscolops* sp.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ОТЛИЧИЯ ЗАРАЖЁННОСТИ ЧЕРНОМОРСКОГО ШПРОТА НЕМАТОДОЙ *HYSTEROETHYLACIUM ADUNCUM* (NEMATODA: ASCARIDATA) У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

А. В. Завьялов, Ю. В. Самотой

Институт морских биологических исследований РАН, Севастополь, Россия; email: andrej-zavyalov@yandex.ru (А. В. Завьялов)

Черноморский шпрот (*Sprattus sprattus phallericus* (Risso) – вид, не совершающий значительных миграций (Гусар, Гетманцев, 1985). Изучение внутривидовой неоднородности имеет важное значение для шпрота, как промыслового вида. В работе предложен

паразитологический критерий пространственного разграничения локальных группировок шпрота в Чёрном море с использованием показателей его заражённости нематодой *Hysterothylacium aduncum*. Паразит в личиночной форме локализуется и накапливается в полости тела шпрота в течение всей жизни рыбы (Гаевская, 2005).

Цель исследования: Изучить пространственные различия заражённости шпрота нематодой *H. aduncum* у побережья Крыма, как показатели его внутривидовой неоднородности.

Шпрот отлавливали у крымского побережья в 2015 г. в нагульный период (июль-сентябрь) от м. Тарханкут до м. Меганом. Проведён биологический анализ (Правдин, 1966), паразитологический анализ (Быховская-Павловская, 1985). Возраст определён по отолитам (Чугунова, 1959).

Изучены следующие показатели заражённости двух возрастных групп шпрота – двухлеток (1+) и трёхлеток (2+): интенсивность инвазии (ИИ), экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО) (табл. 1).

Таблица 1. Заражённость возрастных групп шпрота в разных районах у берегов Крыма

район возраст, год	ИО, экз/особь		ИИ (min-max), экз.		ЭИ, %	
	1+	2+	1+	2+	1+	2+
м. Лукулл	11.79 ± 1.43	22.17 ± 5.21	1-66	2-88	88.16	100.0
ЮБК	7.13 ± 0.73	12.52 ± 2.77	1-56	1-74	76.07	90.32
р-н Судака	9.91 ± 1.02	16.35 ± 2.33	1-63	1-60	89.74	100.0

Самые высокие значения ИО отмечены в Каламитском заливе (район м. Лукулл), наиболее низкие – у Южного побережья. В Судакском районе значения ИО занимают промежуточное положение. Значения ИИ самые высокие также в районе м. Лукулл. Наиболее высокие и близкие по величине значения ЭИ для м. Лукулл и района Судака.

Причинами, определяющими районные особенности заражённости шпрота *H. aduncum* у берегов Крыма, по нашему мнению являются количество и качество кормового зоопланктона (первый промежуточный хозяин), как участника стартовых этапов жизненного цикла паразита.

«АТЛАС ПО МОРФОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЖИВОТНЫХ»: ВИРТУАЛЬНАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ПРЕПАРАТОВ ПО НЕЙРОМОРФОЛОГИИ

О. В. ЗАЙЦЕВА¹, Е. Е. ВОРОНЕЖСКАЯ², В. В. СТАРУНОВ^{1,3}, К. В. ШУНЬКИНА¹, А. А. ПЕТРОВ¹, А. Н. ШУМЕЕВ¹, С. А. ПЕТРОВ¹

¹ Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ovzaitseva@ibbox.ru (О. В. Зайцева)

² Институт Биологии Развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва, Россия; email: lenavog@gmail.com (Е. Е. Воронежская)

³ Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия; email: starunov@gmail.com (В. В. Старунов)

Проведение экспериментальных биомедицинских, биотехнологических, фармакологических и экологических исследований, особенно с привлечением для изучения модельных объектов, в качестве которых выступают разнообразные виды беспозвоночных и позвоночных животных, требует наличия информации об организации и естественном разнообразии основных структур и функциональных систем организмов. В последние годы ассортимент востребованных модельных объектов расширяется, всё активнее начинают использоваться различные беспозвоночные животные, низшие позвоночные, разные стадии эмбрионального и личиночного развития. Существующие электронные базы данных содержат ограниченный набор объектов, при этом доступ к информации зачастую предоставляется только зарегистрированным пользователям.

Проект «Атлас по морфологии нервной системы животных», направлен на упорядочивание информации о нервной системе, мускулатуре, органам чувств и нейросекреторным клеткам у различных животных, главным образом, беспозвоночных. Атлас включает в себя как современные морфологические данные, так и впервые сделанные оцифрованные фотографии уникальных гистологических препаратов, сделанных классиками отечественной нейроморфологии, такими как А. А. Заварзин, Ю. П. Лагутенко, С. И. Плотникова, Г. А. Невмывака. Все графические файлы сопровождаются детальными описаниями. Атлас включает в себя информацию по представителям Acoela, Plathelminthes, Rotifera, Nemertini, Mollusca, Annelida, Bryozoa, Echinodemata, Insecta и Craniata. Основной упор сделан на модельные объекты нейробиологии, биологии развития, экологии и биоиндикации. Свободный доступ к информации позволит международному научному сообществу использовать накопленные данные

для фундаментальных исследований, образовательных программ и биотехнологических разработок. Электронный Атлас создается на базе сервера ЗИН РАН. Участники проекта приглашают всех заинтересованных лиц, чья научная деятельность связана с изучением организации нервной системы представителей различных групп животных и человека, к участию в создании Атласа. Атлас будет представлен на русском и английском языках, ему будет присвоено DOI.

Проект поддержан грантом РФФИ №15-29-02650 офи_м. Основная часть данных оцифрована с использованием оборудования ресурсных центров «Хромас» и «Развитие молекулярных и клеточных технологий» научного парка СПбГУ, а также центра коллективного пользования «Таксон» ЗИН РАН.

ФОРМИРОВАНИЕ НЕРВНОЙ И МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМ НА РАННИХ ПОСТЛАРВАЛЬНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *CADLINA LAEVIS* (OPISTHOBRANCHIA)

О. В. ЗАЙЦЕВА, А. Н. ШУМЕЕВ

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

Многие виды Opisthobranchia являются удобными и широко используемыми модельными объектами для нейробиологических исследований. Однако, крупные по отношению к возможностям конфокальной микроскопии размеры представителей этих моллюсков не дают возможности проводить исследования строения их нервной системы и нейромышечных взаимоотношений на тотальных препаратах. Это не позволяет получить представление о пространственной организации этих моллюсков и затрудняет их дальнейшее использование для нейробиологических исследований. В настоящей работе с применением конфокальной лазерной микроскопии ЦКП «Таксон» ЗИН РАН, иммуно- и гистохимических методов на тотальных препаратах изучены общее строение и закономерности формирования нервной и мышечной систем, а также основных органов на ранних постларвальных стадиях у беломорского голожаберного моллюска *Cadlina laevis* (L., 1767). Для исследования взяты ювенильные животные размером от 400 до 800 мкм в возрасте от 2 до 4 месяцев, выведенные в лабораторных условиях из кладки, отложенной половозрелыми особями. В работе представлены обобщенные данные по распределению

катехоламинов, серотонина, ацетилхолинтрансферазы, ГАВА, нейропептидов FMRFамида и субстанции P в центральной и периферической нервной системе моллюсков, а также по строению их мышечной системы, которую выявляли с помощью фаллоидина. В работе выявлены особенности общей организации центральной и периферической нервной системы, рецепторные клетки в сенсорных органах, стенке тела, пищеварительного тракта, нотуме и ноге. Описана общая архитектура мускулатуры тела и стенки внутренних органов, а также пространственные нейромышечные взаимоотношения. Показано, что ранние постларвальные стадии *C. laevis* демонстрируют отчетливые гетерохронии в развитии сенсорных органов, нервной и пищеварительной систем, выражающиеся в аллометрии роста их отдельных частей относительно дефинитивных стадий этого же вида.

Работа выполнена по бюджетной теме ЗИН РАН (№ 0120135119) с использованием оборудования РЦ ОЭБ Научного парка СПбГУ и поддержана грантом РФФИ № 15-29-02650офи_м.

ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ СИСТЕМАТИКА И ЕЁ ВОЗМОЖНОСТИ В КЛАССИФИКАЦИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Р. М. ЗЕЛЕЕВ

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: zeleew@rambler.ru

Параметрическая систематика – способ упорядочивания известных сведений о биологическом разнообразии. В отличие от иерархической систематики, он позволяет прогнозировать возможные направления эволюции изучаемых таксонов, выявлять объём их потенциального разнообразия и визуализировать степень и специфику их изученности. Элементы параметрической систематики известны, начиная с Аристотеля (типы обществ), но её законченные формы появляются с XX-м веком: А. А. Еленкин (лишайники), В. М. Шимкевич (морские пауки), А. И. Розанов (археоциаты), Г. А. Заварзин (бактерии и система царств), Л. В. Белоусов (текафорные гидроиды), Ю. В. Чайковский (система царств), В. Я. Павлов (система членистых) и др.

В нашем случае признаки, определяющие специфику разнообразия таксона, формируют оси таксономического пространства с зонами плезиоморфного и апоморфного состояний, заполненные подчинёнными таксонами, участки, где могут быть неизвестные группы, и где

они, по-видимому, невозможны в силу разного рода эволюционных запретов. Удобство визуального восприятия требует использования не более трёх признаков, сочетание значений которых максимально дифференцирует рассматриваемый таксон. Подходы к построению параметрических систем нами сформулированы на примере двух таксонов категории *incertae sedis*: морских пауков (членистоногие) и веерокрылых (насекомые). Система отряда веерокрылых, с детализацией до ранга родов, построена по признакам числа и строения тарзомеров и антенномеров самцов и имеет форму трёхгранной призмы. Она образуется 19 ячейками с известными родами, при наличии около 20 вакантных (с большинством в апоморфной зоне). На тех же принципах отряд веерокрылых встроен в систему класса насекомых, занимая в ней особое положение.

Система морских пауков, построенная на признаках В. М. Шимкевича, имеет свою геометрию и демонстрирует собственную «логику» освоения таксономического пространства (материал Е. И. Мясниковой в данном сборнике). Дополнительные возможности для диагностики таксонов даёт использование ряда эмпирических правил, известных в литературе: правила Виллиса, Уэвелла, Численко, Голикова. Перечень изучаемых таксонов расширяется, данные по ним представлены в докладе.

МАКРОФИЛОГЕНИЯ ПТИЦ: ДОСТИЖЕНИЯ И РОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Н. В. ЗЕЛЕНКОВ

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва, Россия; email: nzel-
en@paleo.ru

Бурное развитие молекулярной филогенетики в последние десятилетия привело к тому, что представления о родственных связях крупных групп птиц (отрядов, подотрядов и надсемейств в традиционном понимании) существенно поменялись. В небольшом числе случаев молекулярные данные подтвердили устоявшиеся концепции родства (монофилию палеогнат), в некоторых случаях – позволили выбрать одну из точек зрения, ранее уже предполагавшихся морфологами (объединение курообразных с гусеобразными). В то же время зачастую молекулярные данные выявили родственные связи, никогда ранее не предполагавшиеся морфологами – например,

близкое родство фламинго и поганок, попугаев и воробьиных, а также близость трехперсток к ржанкообразным, а кариам — к соколам, попугаям и воробьиным. Примечательно, что все неожиданные находки современной макрофилогенетики птиц поддерживаются (или не противоречат) палеонтологической летописи. Найденные в последние десятилетия переходные формы с мозаичной морфологией зачастую позволяют сблизить внешне непохожие современные группы. Так, близость трехперсток к ржанкообразным была впервые предположена палеонтологами, а ближайшие ископаемые родственники воробьиных (*Zygodactylidae*), действительно, сходны с попугаями по строению стопы. Известна даже группа (*Palaelodidae*), претендующая на звание «переходной» между фламинго и поганками. В целом, современные морфологические филогении, включающие ископаемые таксоны, дают все более сходные результаты с молекулярными данными (филогения стрижеобразных и козодоеобразных). В то же время еще остаются противоречия в представлениях о филогенетическом положении ряда групп птиц, таких как курол, гоацин, дрофы, мадагаскарские пастушки, а также ряд других. Однозначного решения этих проблем нет — несмотря на появление полногеномных филогений и включение в анализ колоссальных объемов данных по большому числу таксонов. Большинство из проблемных таксонов морфологически довольно сильно преобразованы, что затрудняет выбор между имеющимися молекулярными решениями об их родстве. В связи с этим определенные надежды возлагаются только на данные палеонтологии.

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ КОАДАПТАЦИИ В СИСТЕМЕ РАСТЕНИЯ-ПАЗИТИЧЕСКИЕ НЕМАТОДЫ

С. В. ЗИНОВЬЕВА, Ж. В. УДАЛОВА

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
email: zinovievas@mail.ru*

Фитонематоды являются факторами стресса у растений, который может выражаться в биологически важных нарушениях их гомеостаза. У высокоспециализированных седентарных нематод для обеспечения жизнедеятельности развились адаптивные стратегии, связанные с трансформацией нормальных клеток и превращением их в клеточные структуры, обеспечивающие пищевые потребности нематоды.

Ведущую роль в реализации иммунного ответа на заражение отводят веществам белковой природы. Это — рецепторные белки, распознающие эффекторные молекулы паразита (R белки), белки, связанные с образованием сигнальных молекул (в частности фенилаланинаммиак-лиаза), а также белки с защитными свойствами (белки PR семейства). Большую роль во взаимоотношениях растений и нематод играют соединения изопреноидной природы фитоалексины, фитостерины и др.). Важно отметить факт адаптивного ответа растений на нематод, различных по уровню адаптации к паразитизму. Было показано, что наряду с общими реакциями, которые обеспечивают выживаемость растений при нематодной инвазии, растение способно реагировать адекватно специфическому воздействию паразитов — для защиты от подвижных нематод реакция растений связана с образованием химических соединений, которые ограничивают их распространение по тканям растений (фенолов, стероидных гликозидов); для защиты от седентарных (неподвижных), происходит изменение биогенеза с пути, свойственному здоровому растению (образование стероинов), на путь образования токсичных фитоалексинов (ФА). Тем самым паразит испытывает не только ингибирующее действие ФА, но и лишается жизненно важных стероинов, синтез которых у нематод отсутствует.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРАФИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫХ СИСТЕМ. НА ПРИМЕРЕ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА ПТИЦ

Е. Н. ЗУБКОВА, Л. П. КОРЗУН

Московский государственный университет, Москва, Россия; email: katz.viet@gmail.com (Е. Н. Зубкова), korzoun@nt.ru (Л. П. Корзун)

Ротовой аппарат птиц, включающий в себя подъязычный и челюстной аппараты, играет одну из ведущих ролей в обеспечении конкретных пищевых адаптаций. Механические свойства костно-мышечной системы, обеспечивающие эти адаптации, весьма надежно выявляются путем последовательно выполненного скрупулезного морфологического, а затем функционального анализа с использованием методов графической статистики, предложенных Ф. Я. Дзержинским. Эти методы позволяют определить относительные величины всех сил, участвующих в сжимании челюстей в различных,

в том числе и искусственно создаваемых, моделях. Любая особенность в устройстве ротового аппарата может стать решающим фактором, влияющим на работу этого биомеханического узла.

На конкретных примерах показано, к каким выводам и гипотезам могут привести результаты этого анализа. Например, оказалось, что рожеклювы (*Eurylaiminae*) наиболее эффективно сжимают объект в основании клюва, что вкупе с рядом особенностей ротового аппарата свидетельствует об адаптации этой группы к специфической силовой обработке корма в каудальной трети клюва. У длиноклювых щурок (*Merops* spp.) сила аддукторов нижней челюсти «рассчитана» на равновесное сжатие добычи в средней части клюва. За пределы этой части удлинение клюва произошло в процессе адаптации к схватыванию на лету быстро летящих перепончатокрылых. Выдвинута гипотеза о том, что предки щурок были относительно короткоклювы.

Сравнительный морфофункциональный анализ ротового аппарата представителей отряда *Columbiformes*, демонстрирующего широкий спектр трофических адаптаций, позволил сформулировать гипотезу о том, что предковая группа была глубоко адаптирована к срыванию и проглатыванию относительно крупных плодов. Морфофункциональные следы этой ключевой адаптации сохранились у всех современных голубей.

СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ СЕНСИЛЛ НА АНТЕННАХ РУЧЕЙНИКОВ-ТРИХОФИЛИД (TRICHOPTERA: RHYASOPHILIDAE)

В. Д. ИВАНОВ, С. И. МЕЛЬНИЦКИЙ, М. Ю. ВАЛУЙСКИЙ

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: v--ivanov@yandex.ru (В. Д. Иванов), simelnitsky@gmail.com (С. И. Мельницкий), sphingonaepiopsis@gmail.com (М. Ю. Валуйский)

Изучение строения ручейников семейства *Rhyasophilidae*, одного из наиболее архаичных из ныне живущих таксонов отряда *Trichoptera*, имеет особый интерес для понимания эволюции надотряда *Amphiesmenoptera*. Полученные данные о структуре и распределении сенсилл на антеннах у 16 видов этого семейства свидетельствуют о расположении микроструктур кутикулы, включая сенсиллы, в 2 уровнях: крупные трихоидные сенсиллы и чешуйки относятся к более высокому уровню, а микротрихии и короткие сенсиллы, сравнимые по длине с микротрихиями, составляют

нижний уровень. Нижний уровень структур более разнообразен по сравнению с верхним; помимо небольших трихоидных сенсилл и микротрихий, к нему относятся 2 подтипа псевдоплакоидных сенсилл, базиконические и коронарные сенсиллы. Сравнительный анализ псевдоплакоидных сенсилл свидетельствует о широком распространении грибовидного подтипа у риакофилид. Вильчатые псевдоплакоидные сенсиллы найдены только у *Rhyacophila obliterata* и *R. nubila*, причём у *R. obliterata* найдены вариации и переходные состояния между грибовидным и вильчатым подтипами. У некоторых видов рода *Rhyacophila* найдены также переходы между базиконическими и коронарными типами сенсилл. У видов группы *philopotamoides* обнаружена асимметрия грибовидных сенсилл. Скапус и педицеллум антенн бедны сенсиллами, а базальные членики жгутика, обогащены ими. Число сенсилл варьирует от вида к виду, снижено у самок и значительно уменьшается по направлению к вершине антенны. Гладкие изогнутые трихоидные сенсиллы образуют группы (аналоги сенсорных полей других семейств ручейников) на вентроапикальной поверхности члеников антенн. У некоторых видов с широким ареалом (*R. obscura*) имеются межпопуляционные различия числа сенсилл. Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант №14-04-00139) и проектами 109-4 и 109-5339 Центра молекулярной и клеточной технологии Санкт-Петербургского университета.

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ОЧАГОВ КРОВЕТВОРЕНИЯ У ПОСТМЕТАМОРФОЗНЫХ МИНОГ *LAMPETRA FLUVIATILIS* В ОСЕННЕ/ЗИМНЕ/ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

Т. И. ИВАНОВА

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия

В фундаментальной биологии и медицине актуальным является вопрос выбора моделей и контролей, адекватных поставленным экспериментальным целям. Представляется, что одни из самых древних из ныне живущих низших позвоночных животных миноги речные — *Lampetra fluviatilis* являются уникальными объектами для исследования возникновения, становления и эволюционного развития многих функций у позвоночных животных и человека. Так в эволюции у них первых среди позвоночных сформировалось очаговое кроветворение. Однако в

довольно обширной литературе по кроветворению у миног отсутствует однозначность в вопросах топографии её очагов кроветворения. Возможно, это связано с тем, что авторы не учитывали факта развития этих моноциклических однопроходных животных с метаморфозом. Пескоройки — личинки миног по многим экологическим и анатомо-физиологическим признакам разительно отличаются от взрослых непитающихся животных, эритроциты которых и могут служить адекватной моделью для исследования путей гибели и старения клеток, в условиях нарастающего к нересту естественного голодного метаболического стресса. Целью данной работы было сравнить топографию и функциональную активность очагов кроветворения у пескороек и взрослых непитающихся животных. На срезах пескороек двух возрастов и взрослых непитающихся животных была исследована активность очагов кроветворения в области почек и надпочечного жира; спирального клапана средней кишки; сердца; жаберных лепестков и карманов жаберных дуг; эпиневрального жирового тяжа. Активное кроветворение у личинок миног раннего и позднего предметаморфозного периодов присутствовало в тифлозоле средней кишки, в почках и надпочечном жире, в жаберных лепестках и карманах жаберных дуг. У взрослых миног активное кроветворение было обнаружено в карманах жаберных дуг и жаберных лепестках, а также в эпиневральном жировом тяже. Активность кроветворения в гиоидной области и в эпиневральном жире у личинок и взрослых миног — свидетельство особой эволюционной важности этих очагов кроветворения.

ОСТАТКИ EUMETAZOA СРЕДИ МАКРОИСКАПАЕМЫХ ПОЗДНЕГО ДОКЕМБРИЯ

А. Ю. ИВАНЦОВ

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва, Россия; email: ivancov@paleo.ru

В отложениях позднего докембрия, считавшихся когда-то немymi, в настоящее время найдены и описаны десятки родов «телесных» макроископаемых. Однако природа этих остатков устанавливается с трудом и служит предметом бесконечных дискуссий. Трудности интерпретации объясняются, прежде всего, характером сохранности докембрийских макроископаемых, представляющих собой отпечатки поверхности тела или его части, к моменту фиксации в породе подвергшихся бактериальному разложению. При этом у тел, захороненных *in situ*, обычно фиксируется

только одна сторона — либо верхняя, либо нижняя, а у испытанных перенос — заполненные осадком полости. На таких образцах принципиально невозможно проведение гистологических и тонких анатомических исследований, а наличие даже основных внутренних систем устанавливается чаще всего только по косвенным признакам. Однако неразличимость на отпечатках следов, к примеру, пищеварительной системы, несколько не доказывает ее былого отсутствия у исследуемых организмов.

К настоящему времени лучше всего изучены комплексы остатков бентосных докембрийских макроорганизмов (с длиной тела более 1 см), населявших морское мелководье 560-545 млн. лет назад. Среди них с максимально возможной в отмеченных обстоятельствах степенью надежности к Eumetazoa отнесены лишь несколько родов. Критериями отнесения стали: 1) для радиально-симметричных сидячих форм — наличие уплотненных внешних образований (тек), скульптурированных, но лишенных пор, имеющих форму открытого на апикальном конце бокала; 2) для неприкрепленных форм — строгая билатеральная симметрия тела и следы интенсивной двигательной активности.

Теки докембрийских радиат (*Protechiurus*, *Vendoconularia*) в деталях подобны текам палеозойских полипоидных конулярий и отличаются от них только отсутствием минерализации. Докембрийские билатерии (*Kimberella*) по комплексу выявленных признаков ближе всего к моллюскам. Своеобразие этих организмов и видимое отсутствие у них каких-либо общих морфологических черт, позволяет относить время возникновения Eumetazoa в более глубокий докембрий.

ДЕВИАЦИИ В ФОЛИДОЗЕ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ БАШКИРОВА (*VIPERA (PELIAS) RENARDI BASHKIROVI, GARANIN ET AL., 2004*)

Л. А. ИДРИСОВА

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: liya.idrisova@yandex.ru

Степная гадюка Башкирова, обитающая в ГПКЗ «Спасский», выделяется среди форм *V. renardi* по ряду морфологических признаков и особенностей экологии, что связано с длительной географической изоляцией на северной границе ареала.

В данной работе рассматриваются отклонения в щитковании гадюк — девиации (вариации) фолидоза. Материал для исследования

был собран в 2011-2013 гг. на территории ГПКЗ «Спасский» (РТ, Спасский р-н). Исследована 121 особь: 44 самца, 56 самок, 21 молодая особь.

Девиации фолидоза наблюдаются у большинства гадюк (74% особей). Отклонения в щитковании отмечаются на голове, брюхе и вентральной стороне хвоста. Особенно часто встречаются девиации в области предлобных и интраокулярных щитков, по-видимому, эти участки пилеуса гадюки наиболее подвержены изменениям. Девиации брюшных щитков чаще расположены в конце брюха (последний щиток).

Отмечено 25 типов девиаций, которые можно объединить в следующие группы: слияние щитков, в норме разделенных (18% особей); появление дополнительных сегментов и щитков, в норме отсутствующих (65%); неполное разделение (появление дополнительных борозд на щитке) (6.6%), смещение щитков (3.3%). Первую группу, согласно классификации, предложенной Е. С. Ройтбергом (1991), можно отнести к олигомеризирующим (уменьшение числа щитков), вторую и третью – к полимеризирующим (увеличение). Для исследуемой выборки характерно преобладание полимеризирующих девиаций. Половых и возрастных различий во встречаемости особей с девиациями не выявлено.

Таким образом, для исследуемой выборки гадюк характерно большое число особей с отклонениями в щитковании, что указывает на нестабильность фолидоза, которая может быть обусловлена инбридингом и условиями обитания на периферии ареала.

ПОДВИДОВАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ ОСОБЕЙ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА *NATRIX NATRIX* (L., 1758) В ВЫСОКОГОРСКОМ И ЛАИШЕВСКОМ РАЙОНАХ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Л. А. ИДРИСОВА

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань; email: liya.idrisova@yandex.ru

Одним из применений морфологического анализа рептилий является определение их подвидовой принадлежности. Известно, что в Волжско-Камском крае обитают два подвида обыкновенного ужа – номинативный (*N. n. natrix*, Linnaeus, 1758) и восточный (*N. n. scutata*, Pallas, 1771), отличающиеся по некоторым признакам окраски и фолидоза. В связи с этим определенным интерес представляет изучение распространения подвидов на территории республики, что и определило

цель данного исследования.

Сбор материала проводился в 2011-2015 гг. в Высокогорском (окрестности д. Алан-Бексерь) и Лаишевском (Саралинский участок ВКГПБЗ) районах РТ. Определение подвидовой принадлежности ужей проводилось по следующим признакам: цвет спины, наличие пятен на спине, цвет височных пятен, наличие черных пятен за височными пятнами. Всего было обработано 159 особей, для диагностики отбирались только половозрелые змеи без признаков линьки.

К номинативному подвиду можно отнести 70.4% особей, к восточному – 2%. Остальные 27.6% проявляют признаки обоих подвидов и, по-видимому, являются гибридной формой. Существование таких ужей возможно, так как территория Волжско-Камского края является зоной интеграции двух подвидов.

Выборка из Высокогорского района представлена номинативным подвидом (82.2%) и гибридной формой (17.8%), восточный подвид здесь не отмечен. В Лаишевском районе встречаются оба подвида: номинативный (60.5%), восточный (36%) и гибриды (3.5%). Номинативный подвид здесь отмечается реже ($\chi^2=7.94$; $p=0.005$), а гибриды чаще ($\chi^2=5.68$; $p=0.017$), чем в Высокогорском районе.

В целом для исследованных районов можно отметить смешанный характер популяций обыкновенного ужа с преобладанием номинативного подвида.

МОРФОГЕНЕЗ И СИНАПТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОСФРАДИЯ ЖИВОРОДКИ (*VIVIPARUS* SP.) В УСЛОВИХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Н. Н. КАМАРДИН

Санкт-Петербургский научно-исследовательский Центр экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: nik-kamardin@yandex.ru

Для изучения жестких генетически детерминированных связей между отдельными нейронами в момент формирования ими новых тканевых структур у моллюска *Viviparus* sp. была использована простая методика культивирования в диффузионных камерах. Камеры с препаратами осфрадиев пресноводного моллюска *Viviparus* sp. имплантировали в спинные подкожные лимфатические полости лягушки-реципиента.

На третий-пятый день культивирования наблюдалось размножение и миграция клеток из имплантата и расселение их по поверхности

миллипорового фильтра. Тела клеток имели округлую форму диаметром около 5 мкм. Они перемещаются по поверхности фильтра с помощью ламеллоподий. С увеличением сроков культивирования до пяти-семи суток у части выселившихся клеток начинается формирование нейритов. Нейроплазма с ядром постепенно «перетекает» к прикрепленному участку, оставляя за собой «след» в виде сформированного отростка. Так могут образовываться как биполярные, так и мультиполярные нейроны. Первоначальные контакты с нейритами сохраняются, постепенно превращаясь из обычных, адгезионных в специфические синаптические с синаптическими везикулами. Продолжающееся движение нейробластов приводит к формированию простейших нервных сетей, со сложными синаптоподобными структурами. Дендритная часть нейрита характеризуется большим диаметром и наличием шипиковых пресинаптических структур. Аксонные терминалы обычно являются более тонкими и образуют типичные синаптические бляшки или бутоны размером до 0.7 мкм и синаптической щелью до 50 нм.

На ранних сроках культивирования (3-5 дней) были обнаружены одиночные клетки, имеющие терминальное булавовидное расширение с пучком коротких цилий. На поперечных срезах миллипоровых фильтров есть клетки, имеющие сформированные пучки цилий с типичным набором трубчатых фибрилл. Ресничные клетки по ультраструктурной организации подобны известным периферическим отросткам рецепторных нейронов живородки.

ГОМОЛОГИИ ЭЛЕМЕНТОВ ВЕБЕРОВА АППАРАТА ОТО- PHYSI (TELEOSTEI): ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Д. В. КАПИТАНОВА^{1,2}, Ф. Н. ШКИЛЬ^{1,2}

¹ *Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия; email: darya-kapitanova@yandex.ru*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; email: fedorshkil@yandex.ru*

Веберов аппарат – одно из основных эволюционных приобретений костистых рыб когорты Otophysi надотряда Ostariophysi. Он состоит из модифицированных элементов первых четырех позвонков и служит для передачи звуковых колебаний от плавательного пузыря к внутреннему уху. Несмотря на многочисленные исследования морфологии, развития и эволюции Веберова аппарата в различных группах Otophysi, вопросы

гомологии некоторых его элементов до сих пор остаются открытыми.

Выяснение гомологии элементов Веберова аппарата проводилось на основании данных, полученных в ходе экспериментальных изменений темпов и сроков онтогенеза карповых рыб, а также сравнительного анализа онтогенеза и морфологии элементов первых четырех позвонков у различных представителей костистых рыб. В результате были подтверждены гипотезы о сложном происхождении ряда элементов Веберова аппарата. В частности, показано, что *claustrum* формируется из *supradorsalia* первого позвонка и части дополнительной невральная дуги. Двойственное происхождение имеет *intercalarium*. Его восходящий, сочленовный отростки и проксимальная часть нисходящего отростка происходят из невральная дуги второго позвонка, а *manubrium* (дистальная часть нисходящего отростка) образуется из сезамовидного окостенения лигамента. Из трех частей, имеющих различное происхождение, состоит *tripus*. Передний отросток представляет собой окостенение лигамента, тело *tripus* состоит из парапофиза третьего позвонка и модифицированного ребра, а трансформаторный отросток *tripus* формируется за счет тканей плавательного пузыря. Полученные данные позволили установить, что в формировании неврального комплекса важную роль играют *supradorsalia* третьего и четвертого позвонков и, по всей видимости, участвуют *supradorsalia* второго позвонка. Кроме того, в состав неврального комплекса входят *supraneuralia* второго, третьего и четвертого позвонков.

ПЛАВНИКОВЫЕ ЛУЧИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ТАКСОНОМИИ CHAETOGNATHA

А. П. КАСАТКИНА¹, М. В. СТОЛЯРОВА²

¹ Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток, Россия; email: apkas@mail.ru (А. П. Касаткина)

² Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет, Санкт-Петербург, Россия; email: mvstolyarova@yandex.ru (М. В. Столярова)

Chaetognatha (щетинокочелюстные) обладают своеобразными структурами — плавниковыми лучами. Располагаются лучи на плавниках, мешковидных желеобразных структурах и непосредственно на теле. Считалось, что плавниковые лучи представляют собой специализацию экстраклеточного матрикса (Burfield, 1927; Human, 1959), но электронная микроскопия показала их внутриклеточную локализацию

(Duvert, Salat, 1991). Однако исследования на ультраструктурном уровне не позволяют представить пространственное расположение лучей и использовать эту структуру для таксономических исследований хетогнат. В мировой литературе отсутствуют сведения о лучах на гистологическом уровне. Целью данной работы было изучение гистологического строения плавников, имеющих лучи.

В качестве объекта исследования взяты *Protoheterokrohnia* (сем. Tokio-kaispadellidae) на II стадии зрелости. Животных фиксировали 4%-ным формалином и заключали в парафин. Серийные срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали гематоксилином-эозином. В области перехода туловищного отдела в хвостовой основу плавника составляет аморфное вещество, содержащее волокнистые структуры. В эпителиальных клетках, покрывающих поверхность плавника, располагаются лучи, образующие слой в основании эпителия. На поперечных срезах через плавник лучи имеют овальную, иногда кубическую форму, на наклонных срезах имеют вид удлинённых структур. Лучи окрашиваются интенсивно оксифильно, представляют собой внутриклеточные включения. Оксифильная окраска лучей свидетельствует о их белковой природе. У исследованного вида лучи тесно расположены, покрывают обе поверхности плавника и создают картину «густых лучей». Полученные результаты решают вопрос о наличии у разных видов «густых» или «редких» лучей, открывают возможности применения этого признака в таксономии Щетинкочелюстных. Полученные данные позволяют объяснить разную длину лучей, их расположение на поверхности тела и распределение у разных видов. Безлучевые зоны следует рассматривать как видовой признак.

ТОПОГРАФИЯ И НАБОР ГИГАНТСКИХ ИНТЕРНЕЙРОНОВ ЛИЧИНОК ПЕРВОГО ВОЗРАСТА И ИМАГО ДВУПЯТНИСТОГО СВЕРЧКА *GRYLLUS BIMACULATUS* DEG.

А. Н. КНЯЗЕВ

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ank50@mail.ru

Проведено сравнение системы гигантских интернейронов (ГИ) у личинок первого возраста (Л1) и у имаго двупятнистого сверчка. Известно, что у насекомых с неполным превращением общий план строения личинок сходен с имагинальным. Отличаются ли их внутреннее строение,

например, строение основных элементов их нервной системы?

У имаго сверчка *Acheta domestica* L. и у некоторых других Orthoptera описана система ГИ, по аксонам которых без синаптических переключений быстро передается информация от последнего брюшного ганглия, куда поступают сигналы от рецепторов, расположенных на конце брюшка, включая церкальные, через коллатерали в вышележащие отделы нервной системы (брюшные и грудные ганглии) вплоть до надглоточного ганглия. Считается, что эта система в первую очередь обеспечивает реализацию реакции убегания. Кроме того, существует гипотеза, что система ГИ является структурной и функциональной основой функционирования сенсорных комплексов.

Набор и топографию системы ГИ имаго исследовали стандартными методами световой микроскопии, а ГИ личинок – просвечивающей электронной микроскопии. Показано, что топография и число основных ГИ (8–10) как у личинок первого возраста, так и имаго при усложнении сенсорного обеспечения, в том числе и усложнении церкального аппарата в ходе метаморфоза сохраняются постоянными.

Приведенные данные еще раз подтверждают общее положение о сходстве личинок и имаго насекомых, развивающихся с неполным превращением, и подчеркивают тот факт, что это сходство проявляется уже на ранних стадиях онтогенеза не только в общем (наружном) плане строения животных, но и во внутреннем строении сразу после вылупления из яйца – уже у Л1.

ЦЕРКИ И ЦЕРКАЛЬНЫЕ СЕНСИЛЛЫ ЛИЧИНОК ПЕРВОГО ВОЗРАСТА ДВУПЯТНИСТОГО СВЕРЧКА *GRYLLUS BIMACULATUS* DEG.

А. Н. КНЯЗЕВ

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ank50@mail.ru

Проведено сравнение строения церков, набора и топографии церкальных сенсилл у личинок первого возраста (Л1) и у имаго. Церкальная система имаго представляет собой конусообразный нечленистый парный чувствительный орган, расположенный на конце брюшка. Известно, что у насекомых с неполным превращением общий план строения личинок сходен с планом строения имаго. У Л1 церки видны сразу после выхода из яйца. Отличаются ли они от

имагинальных? Длина церка имаго — 8007 ± 97 мкм ($n=10$), Л1 — 822 ± 13 мкм, диаметр у основания — 711 ± 7.8 мкм ($n=6$) и 102 ± 2.9 мкм ($n=10$) соответственно. Церки, топографию сенсилл исследовали стандартными методами световой микроскопии, а тонкое строение с помощью сканирующей электронной микроскопии. На церках Л1 обнаружены все основные типы сенсилл, описанные у имаго. Общее число составляет 122 ± 3 ($n=10$). Это: щетинковидные сенсиллы (2 группы, сходные с β -щетинками имаго); грушевидная сенсилла; нитевидные волосковые сенсиллы (3 группы, соответствующие I-III группам имаго); колоколовидные сенсиллы. Всю поверхность церка Л1, как и церка имаго, покрывают короткие хитиновые шипики — спинулы, не являющиеся сенсорными образованиями. Топография сенсилл на правом и левом церке Л1, как и у имаго, зеркальна. Наиболее существенными отличиями «церкального аппарата» Л1 от имагинального являются небольшие размеры, малый и неполный набор сенсилл, а также значительно меньшая длина волосков нитевидных волосковых сенсилл. Тем не менее, эти данные еще раз подтверждают общее положение о сходстве личинок и имаго насекомых, развивающихся с неполным превращением, и подчеркивают тот факт, что это сходство проявляется уже на ранних стадиях онтогенеза.

СПЕЦИФИКАЦИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЕЗОДЕРМЫ У НЕРЕИДНЫХ ПОЛИХЕТ (SPIRALIA, ANNELIDA)

В. В. Козин, Д. В. Гук, Н. А. Филиппова, Р. П. Костюченко

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

В соответствии с концепцией эволюционной биологии развития (Evo-Devo) к наследуемым изменениям морфотипа приводит не столько естественный отбор дефинитивных признаков организма, сколько отбор стабильных вариантов развития. Для представителей группы Spiralia характерен чрезвычайно консервативный паттерн раннего развития (спиральное дробление), однако во взрослом состоянии они демонстрируют потрясающее разнообразие планов строения тела. Поиск механизмов, обеспечивающих эту диверсификацию, прежде всего, следует начать в эмбриональном развитии животных. Одной из успешно разрабатываемых моделей среди Spiralia являются нерейдидные полихеты (сем. Nereididae), которые дошли до наших дней в

относительно малоизмененном состоянии и обладают множеством древних признаков. У нереид *Alitta virens* и *Platynereis dumerilii* нами проведен анализ клеточных и молекулярных механизмов формирования мезодермы с целью выявить их консервативные черты и возможные пути эволюционных перестроек. Типичным для спиралий и для полихет, в частности, является телобластический способ формирования мезодермы. Зачаток мышц, целомов и прочих мезодермальных структур туловища берет свое начало в бластомере 4d, образующемся в ходе шестого деления дробления. Из этой клетки формируются мезодермальные полосы трохофорной личинки. Несмотря на внешне очень сходную картину развития мезодермы у Spiralia, начиная с момента спецификации, этот зачаток у разных таксонов демонстрирует значительную вариабельность молекулярного профиля и морфогенеза. В то же время, особенности экспрессии мезодермальных маркеров говорят о существовании древних программ дифференцировки определенных мезодермальных производных, сохранившихся, например, в развитии аннелид и брахиопод, но утраченных у моллюсков.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (16-34-00472) с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ.

НАСЛЕДУЕМЫЕ ОПУХОЛИ КАК ФАКТОР ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ: РОЛЬ ОПУХОЛЕЙ В ПРОИСХОЖДЕНИИ НОВЫХ ТИПОВ КЛЕТОК, ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ

А. П. КОЗЛОВ

Биомедицинский центр и Санкт-Петербургский государственный политехнический университет им. Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия; email: contact@biomed.spb.ru

Ранее автором была высказана гипотеза о возможной эволюционной роли опухолей. Суть этой гипотезы заключается в том, что опухоли в процессе эволюции являются источником избыточных клеточных масс, необходимых для экспрессии эволюционно новых генов, появляющихся в процессе эволюции генома многоклеточных организмов. После экспрессии эволюционно новых генов, клетки опухолей дифференцируются в новых направлениях и дают начало новым типам клеток, новым тканям и органам.

В докладе рассмотрена вся совокупность литературных данных и данных, полученных в лаборатории автора, подтверждающих

концепцию положительной эволюционной роли опухолей путем их неофункционализации.

Рассмотрены следующие вопросы: широкая распространенность опухолей у многоклеточных организмов; свойства опухолей, которые могут использоваться в эволюции; отношение опухолей к эволюционной биологии развития (эво-дево); примеры рекапитуляции некоторых опухолевых признаков у недавно возникших органов; типы опухолей, которые могли бы играть роль в эволюции; примеры опухолей, уже сыгравших роль в эволюции; популяции опухоленосителей как переходные формы в прогрессивной эволюции; опухоли как способ преодоления ограничений, связанных с нормальным развитием (*developmental constraints*) в прогрессивной эволюции.

Представлены экспериментальные данные, полученные в лаборатории автора, подтверждающие нетривиальное предсказание об активации в опухолях эволюционно новых генов. Кроме того, будут представлены данные об опухолевой природе т. н. «шапочек» у золотых рыбок (оранд и львиноголовок), являющихся результатом искусственного отбора.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ АДАПТИВНОЕ СВОЕОБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Е. В. КОМАРОВА, Т. Г. СТОЙКО, С. В. ТИТОВ

Пензенский государственный университет, Пенза, Россия; email: tgstojko@mail.ru

В лесостепи Приволжской возвышенности исследованы параметры раковины из 18 популяций. В южных популяциях улитки в среднем крупнее. Самые крупные моллюски в городской популяции, на юго-западных, юго-восточных склонах, в северной части возвышенности, где сумма средних суточных температур выше. Забурность раковины, связанная с уровнем ксерофитизации биотопов, наивысшая у особей из популяций, обитающих ближе к р. Волга. Самые мелкие размеры, достоверно отличающиеся от остальных, имеют улитки из 4 популяций, расположенных на северо-западе, в том числе из окрестностей с. Ухтинка. В этих популяциях отсутствуют наиболее подверженные редукции устьевые зубы. На размеры, степень развития зубов отрицательное влияние оказывают осадки за вегетационный период, увлажнение почвы.

Улитки из окрестностей с. Ухтинки характеризуются высоким уровнем генетического полиморфизма (95%). ML-анализ последовательностей ДНК (MEGA 6.06) позволил выявить, что уровень изменчивости фрагментов высокий, но не превышает внутривидовой. На кладограмме, объединяющей популяции улиток из различных точек региона, видны 3 группировки, соответствующие 3 генетическим линиям. В первых двух линиях, возможно, в ходе отбора фиксируются 2 способа приспособления к переживанию температуры и влажности. Улитки из окрестностей с. Ухтинки генетически обособлены, что демонстрирует еще один вариант генетической дифференциации особей, адаптированных к повышенному антропогенному прессу и незначительному действию стабилизирующего отбора.

Таким образом, своеобразии морфологических показателей раковин наземных улиток на западных склонах возвышенности подтверждено данными генетического анализа.

СТРУКТУРА ЖЕЛТОЧНОГО СИНЦИТИАЛЬНОГО СЛОЯ В РАЗВИТИИ *CYPRINUS CARPIO*

Е. А. Кондакова, В. И. Ефремов, В. А. Назаров

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: 23eak@mail.ru (Е. А. Кондакова)

Желточный синцитиальный слой Teleostei – это многофункциональная провизорная система, представляющая собой симпласт с многочисленными полиморфными полиплоидными ядрами. Он выполняет морфогенетическую функцию, осуществляет метаболизм желтка и синтез веществ, участвующих в реакциях врожденного иммунитета (Carvalho, Heisenberg, 2010; Huttenhuis et al., 2006).

Цель данного исследования – характеристика желточного синцитиального слоя в развитии *Cyprinus carpio ropsha* на стадиях от ранней гастрюлы до личинки (период эндотрофии). Материал фиксировали жидкостью Буэна. Серийные парафиновые срезы толщиной 5-7 мкм получали в ресурсном центре «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ и окрашивали гематоксилином Караччи с эритразином. Срезы фотографировали в ресурсном центре «Хромас» СПбГУ.

Во время гастрюляции толщина желточного синцитиального слоя неравномерна, его базальная поверхность образует выросты. Внутренняя область содержит больше желточных включений, чем наружная. Заметим, что желточные включения представлены и в диплоидных

клетках зародыша до стадий сомитогенеза включительно.

Уже на стадии 50% обрастания в желточном синцитиальном слое встречаются гигантские ядра и ядра неправильной формы. Кроме того, на этой стадии в ядрах желточного синцитиального слоя и диплоидных клеток, предположительно, имеются оформленные ядрышки.

Желточный синцитиальный слой личинок образует вырост передней области, содержащий множество ядер, и описанный нами ранее у другого подвида *C. carpio koi*.

Исследование желточного синцитиального слоя *Cyprinus carpio* необходимо для изучения провизорных систем, онтогенетического разнообразия Teleostei и может иметь прикладное значение.

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

СТРУКТУРО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (TURBELLARIA) В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНЫХ ТЕРМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ

Е. М. КОРГИНА

Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, Россия; e-mail: korgina@ibiw.yaroslavl.ru

Исследования проводили на малом притоке Рыбинского водохранилища в течение вегетационных сезонов 2007-2013 гг. Аномально жарким оказался период 2010 г. с максимумом 29.2°C и со средней температурой воды в летний период 25.0°C.

За время исследования отмечено 46 видов турбеллярий, относящихся к 5 отрядам. Многочисленным являлся отр. Neorhabdocoela, насчитывающий 34 вида, отр. Tricladida и отр. Macrostromida включали 4 и 5 видов соответственно, отр. Catenulida и отр. Lecithoepitheliata – 2 и 1 вид соответственно. За период исследования стопроцентную встречаемость имели *Stenostomum leucops*, *Macrostromum rostratum*, *M. distinguendum*, *Microstromum lineare*, *Gyratrix hermaphrodites*, *Castrella truncate*, *Castrada lanceola*, *Strongylostoma radiatum*, *Mesostoma lingua*, *Bothromesostoma essenii*. Частыми отмечались *Stenostomum unicolor*, *Polycelis tenuis*, *Microdalyellia armigera*, *Castrada hofmanni*, *Olisthanella truncula*, *O. palmeni*, *Bothromesostoma personatum*. Редко встречались *Macrostromum obtusum*, *Dugesia lugubris*, *Gieysztorja pavimentata*, *Castrada granea*, *C. borealis*, *Typhloplana viridata*, *Rhynchomesostoma rostratum*, *Mesostoma productum*.

Наибольшее число видов (33) зафиксировано в 2010 году. Наименьшее видовое разнообразие наблюдалось в 2009 г., также меньше отмечено в 2007, 2011, 2012 гг. В 2008 и 2013 гг. этот показатель оставался высоким. Обнаружен вид *Castrada granea*, который найден только в 2010 году и впервые отмечается для бассейна Волги. В жаркий 2010 г. снижалась встречаемость некоторых видов: *Macrostomum distinguendum*, *Prorynchus stagnalis*, *Polycelis tenuis*, *Castrada lanceola* и *Tetracelis marmorosa*.

Хотя в аномально жаркий 2010 год отмечается наибольшее количество видов, в то же время на некоторых станциях под воздействием высоких температур количество видов снижалось, иногда турбеллярии вообще не были найдены.

К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ИСТОРИИ ПОДЪЯЗЫЧНОГО АППАРАТА ПТИЦ

Л. П. Корзун

Московский государственный университет, Москва, Россия: email: korzoun@nm.ru

Подъязычный аппарат играет ответственную роль в пищевой адаптации птиц. Как костно-мышечная система, он устроен относительно просто. Эти обстоятельства обусловили его высокую привлекательность для морфологических и морфо-функциональных исследований, в том числе, и с использованием современного инструментария, например, высокоскоростной видео- и рентгенографии.

Одним из важнейших эпизодов в истории становления подъязычного аппарата неогнатных птиц было появление сустава языка. Это событие в комплексе с внутренней дифференциацией жаберно-челюстного мускула, удлинением рожков подъязычного аппарата, получивших опору на заднюю поверхность депрессора нижней челюсти, и рядом других особенностей привело к формированию механизма, обеспечивающего высокую координацию движений собственно языка и подвижного надклювья. Благодаря этому неогнатные птицы освоили эффективный сбор рассеянно распределенных мелких объектов, включая и подвижные. Их транспорт от кончика клюва до входа в пищевод управляется активно. Вторично среди неогнат широкое распространение получил инерционный способ забрасывания сравнительно крупных объектов практически без участия языка. Переход к такому способу характеризуется признаками редукции подъязычного аппарата.

У палеогнат, с их практически неподвижной нижней верхней

челюстью, отсутствует сустав языка и, соответственно, другие элементы механизма, характерного для неогнат. Пищевые объекты забрасываются вглубь зева по баллистической траектории. У африканского страуса отсутствует подвижность собственно языка относительно базигиале. Язык фактически не принимает самостоятельного участия в транспортировке корма. У нанду и эму скелет собственно языка (*entoglossum*) приобрел управляемую продольную подвижность относительно базигиале. Благодаря этому язык способен подключаться к транспортировке объектов в конце баллистической траектории. Ожидается, что выявленные три состояния подъязычного аппарата могут послужить иллюстрацией к истории становления подъязычного аппарата птиц.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (15-29-02771 офи-м).

РЕГЕНЕРАЦИЯ У АННЕЛИД

Р. П. Костюченко, В. В. Козин

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

Аннелиды — большая и разнообразная группа беспозвоночных животных, демонстрирующая на фоне консервативного эмбрионального развития выраженную пластичность постэмбриональных процессов. Многие аннелиды способны регенерировать головной или хвостовой отделы, при этом в некоторых случаях восстанавливаются все утраченные отделы даже из очень маленького фрагмента тела. Несмотря на то, что регенерация у аннелид изучается уже более века, разрозненные данные, полученные классическими методами гистологии не дают ясного представления о сходстве и различии восстановительных процессов у разных видов аннелид даже на тканевом или клеточном уровне. Первые сведения о молекулярных событиях в ходе регенерации, появившиеся в последнее время, показали многоуровневость морфогенетических программ. Вместе с тем совершенно очевидно, что знания изменений на клеточном и тканевом уровне являются ключевыми для интерпретации молекулярных данных. В нашей работе мы используем комплексный подход, направленный на изучение пролиферации клеток на фоне изменения их молекулярного статуса, с целью выявить клеточные источники и морфогенетическое значение старых тканей для процессов репаративной регенерации у ряда аннелид.

Исследования проведены при финансовой поддержке СПбГУ (грант 1.38.209.2014) и РФФИ (грант 16-04-00991), с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ.

МУСКУЛАТУРА ЛИЧИНОК ГИМНОЛЕМНЫХ МШАНОК (BRYOZOA)

О. Н. Котенко¹, В. А. Кутюмов¹, А. Н. Островский^{1,2}

¹ Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия

² Университет Вены, Вена, Австрия; email: olgakotenko@gmail.com (О. Н. Котенко), oan_univer@yahoo.com (А. Н. Островский)

Личинки мшанок класса Gymnolaemata разнообразны по морфологии и способам питания: описаны планктотрофные (цифонауты) и эндотрофные (псевдоцифонауты и коронатные) личинки. Известно, что непитающиеся личинки возникали в эволюции мшанок неоднократно в ответ на изменение оогенеза и при переходе от вымета гамет непосредственно в воду к вынашиванию эмбрионов. Некоторые структуры этих личинок подобны таковым у цифонаута (апикальный, грушевидный и адгезивный органы), однако другие элементы в ходе эволюции подверглись значительному изменению (бластемы и локомоторные реснички), либо редуцировались (раковина, ресничный пищедобывающий аппарат). Изменилась также ассоциированная с этими структурами мускулатура.

Исследования последних лет показали, что мышечная система личинок мшанок устроена гораздо сложнее, чем считалось ранее (Gruhl, 2008; Santagata, 2008). Полученные нами данные по строению мускулатуры личинок пяти видов (*Alcyonidium hirsutum*, *Tegella armifera*, *Cribrilina annulata*, *Rhamplostomella ovata*, *Celleporella hyalina*) из ранее не изученных в этом отношении семейств мшанок, позволили более полно оценить структурное и позиционное разнообразие мускулатуры. Были выявлены группы мышц, так или иначе присутствующие у всех изученных личинок (ретракторы апикального, грушевидного и адгезивного органов, кольцевые мышцы короны, кольцевая и продольная мускулатура грушевидного органа, поперечные мышечные филаменты). Отдельные элементы мускулатуры, ассоциированные с адгезивным и грушевидным органами личинок ряда видов, были описаны впервые. Были обнаружены существенные отличия в организации мускулатуры стенки тела: у личинок с раковиной (цифонаутов) и близких к ним форм она простая

и представлена разрозненными продольными мышечными волокнами. У остальных (коронатных) личинок формируется либо рыхлая сеть из тонких переплетающихся мышечных тяжей, либо сложная система из тесно переплетающихся продольных и кольцевых мышечных волокон, образующих подобие мускульного мешка.

МУСКУЛАТУРА ПАНЦИРНЫХ И БЕСПАНЦИРНЫХ КОЛОВРАТОК

Е. А. КОТИКОВА¹, О. И. РАЙКОВА^{1,2}

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

² Санкт-Петербургский университет, Санкт-Петербург, Россия; email: kotikova.elena@gmail.com (Е. А. Котикова), oraikova@gmail.com (О. И. Райкова)

Методом флуоресценции фаллоидина изучена мускулатура 15 видов коловраток из двух надотрядов и девяти семейств. Выбор объектов исследования определялся способами передвижения коловраток: активно плавающие, плавающе-ползающие и прыгающие. Среди них были 4 вида беспанцирных и 11 видов панцирных. Соматическая мускулатура представлена наружными кольцевыми и лежащими глубже продольными мышцами, под которыми залегают мощные специализированные мышцы – ретраторы. При округлой форме тела, у беспанцирной плавающей *Asplanchnopus multiceps* выявлено 5 полных кольцевых мышц, соединенных большим количеством продольных, и расположенные глубже три пары ретраторов, отходящие от посткоронарной кольцевой мышцы. У другой беспанцирной, по иному двигающейся плавающе-ползающей *Dicranophorus vorcipatus*, выявлено 7 неполных кольцевых мышц разной конфигурации и одна полная педальная, плюс 9 пар сильных продольных. Среди плавающе-ползающих панцирных коловраток, у родов *Brachionus* и *Platyias* выявлен общий план строения мускулатуры, где все три пары туловищных ретраторов следуют от поперечного мускула вдоль продольной оси. У панцирных вариации наблюдаются в количестве и расположении дорсовентральных мышц, от 2 до 12, что объясняется соотношением длины и ширины панциря, степенью его сплюснутости, формой и размерами тела. У вытянутой в длину *Mytilina ventralis* выявлены 7 пар ретраторов туловища, идущих вдоль главной оси тела, а у округлой *Lecane luna* отмечены 5 пар ретраторов, следующих под углом 45 градусов. Обнаружены определенные вариации и в мускулатуре

ног. Мелкая плавающе-прыгающая *Filinia maior* имеет 7 пар ретракторов, состоящих из 4-14 продольных волокон. Вместе с парой мощных боковых мышц эти ретракторы обеспечивают ее сильные прыжки. Показано, что у коловраток возникновение новых структур способствует появлению дополнительных способов движения.

Работа выполнена в центре коллективного пользования «Таксон» при финансовой поддержке бюджетной темы № 01201351194 ЗИН РАН и грантов РФФИ №№ 15-29-02650 и 16-04-00593.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГАРПАКТИЦИД (HARPACTICOIDA, COPEPODA, CRUSTACEA) ЕВРОПЕЙ- СКОГО СЕВЕРА

Е. С. Кочанова¹, Е. Б. Фефилова¹, Н. М. Сухих²

¹Институт Биологии КНЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия; email: Kochanova@mail.ru (Е. С. Кочанова)

²Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Гарпактициды (Harpacticoida, Crustacea, Copepoda) являются обязательным структурным элементом фауны мейобентоса водоемов и встречаются по всему миру. Высокое видовое богатство и экологическая вариабельность этих ракообразных позволяет им населять самые разнообразные биотопы: от микроводоемов в пазухах листьев эпифитных растений до крупных и глубоких озер. Внутривидовое и внутривидовое разнообразие палеарктических родов этих ракообразных проявляется в изменчивости практически всех морфологических структур (Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015): членистости и строения антенн (*Epaetophanes*, *Neomrazikiella*, *Maraenobiotus*), членистости и вооружения плавательных и рудиментарных ног (*Pesceus*, *Bryocamptus*, *Maraenobiotus*, *Epaetophanes*, *Canthocamptus*), формы и вооружения каудальных ветвей (*Pesceus*, *Bryocamptus*, *Moraria*) и другие. Глубокое изучение изменчивости морфологических структур гарпактицид с привлечением молекулярно-генетических подходов позволяет точно диагностировать виды и подвиды, использовать эти структуры в качестве маркеров экологических условий и антропогенного загрязнения. Определение диапазона изменчивости животных организмов дает возможность выявления адаптационных способностей и закономерностей микроэволюции (Павлова, 2010).

Нами выявлен географический полиморфизм гарпактициды

Canthocamptus staphylinus Jurine в водоемах Европейского Севера. Морфологическая изменчивость этого вида прослеживалась в вариабельности нескольких морфологических признаков и морфометрических индексов.

Целью настоящей работы было проследить морфологическую изменчивость четырех видов Harpacticoida в европейской Палеарктике. Материалом для данного исследования послужили гарпактициды из нескольких водоемов России, Финляндии, Эстонии, Швейцарии.

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ: 16-34-00086 мол_а.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА СЕРОТОНИНЕРГИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ПРОЦЕССЕ РЕГЕНЕРАЦИИ У ПЛАНАРИЙ

Н. Д. КРЕЩЕНКО¹, О. О. ТОЛСТЕНКОВ²

¹ Институт биофизики клетки РАН, Пущино, Россия; email: nkreshch@rambler.ru

² Центр Паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

Иммунопозитивную (-ип) окраску к серотонину у планарий *Girardia tigrina* (Platyhelminthes) наблюдали в нейронах центральной нервной системы: головном ганглии, брюшных нервных стволах, поперечных комиссурах. Тела центральных серотонин-ип нейронов (20-28 мкм), располагались по внутренней дуге головного ганглия, насчитывающего от 62 до 78 клеток. К переднему краю тела простирались тонкие серотонин-ип отростки. От 5 до 7 серотонин-ип клеток находились вблизи фоторецепторов. Наибольшую плотность серотонин-ип нейронов на 100 мкм², измеренную вдоль стволов, наблюдали в головном конце тела: 5.89±1.5 (n = 26), она уменьшалась до 4.20±1.21 (n = 15) в среднем отделе, и до 3.66±1.99 (n=8) в хвостовом. Тела крупных (15-28 мкм) би-, мульти- и униполярных нейронов располагались на периферии нервных стволов. Серотонин-ип окраска выявлена в тонких волокнах нервных комиссур, соединяющих нервные стволы. На их пересечении формировались узлы, в которых по 5-7 клеток располагались серотонин-ип нейроны. Многочисленные отростки этих нейронов, разветвляясь между волокнами мускулатуры, образовали субмышечный и субэпидермальный плексусы. В дистальной части тела *G. tigrina* волокна уни- и биполярных серотонин-ип нейронов (9-12 мкм) смыкались в тонкое нервное кольцо.

При отсечении головного конца тела у планарий в течение 24 ч

раневая поверхность покрывалась эпителием, под которым формировалась регенерационная бластема. В бластеме к 2-3 сут наблюдения появлялись мелкие и слабо окрашенные, по сравнению с интактными, серотонин-ип клетки, число которых увеличивалось, и к 5 сут приближалось к числу нейронов в интактном мозге. На 5-7 сут регенерации продолжалось добавление нервных волокон и усиление иммуноокраски к серотонину в телах нейронов. К 7 сут регенерации новый ганглий соответствовал интактному, уступая ему лишь размером. Итак, в ходе регенерации центральной нервной системы у планарий серотониновые нейроны образуются *de novo*. В ходе регенерации происходит постепенное ее усложнение: появление большего числа клеток и волокон, увеличение числа и размера тел нейронов, образование отростков, усиление иммуноокраски, отражающее возрастающую продукцию серотонина в ходе их созревания.

Работа поддержана РФФИ (проект № 15-04-05948а).

ЧТО МОГУТ РАССКАЗАТЬ ТРЕМАТОДЫ ОБ ЭВОЛЮЦИИ МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ?

Д. Ю. КРУПЕНКО

*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: midnightcrabb@gmail.com*

Исследования последних 20 лет привели к значительному пересмотру классических представлений об организации мышечной системы плоских червей (как Acoelomorpha, так и Platyhelminthes). Произошло это, главным образом, благодаря применению современных методов гистохимии и конфокальной микроскопии (см., например, Нооге, 2001). Обнаруженное разнообразие паттернов строения мускулатуры с одной стороны оказалось полезным для систематики, с другой стороны — для функциональной морфологии. Однако мышечная система паразитических плоских червей (Neodermata) мало изучалась в эволюционно-морфологическом контексте. Почему же столь вторично специализированные паразитические организмы как неодерматы, а особенно трематоды, полезны для изучения морфофункциональных закономерностей организации мышечной системы плоских червей в целом?

Жизненный цикл трематод включает ряд стадий, совершенно различных и по особенностям морфологии, и по образу жизни. Среди трематод можно найти как варианты чрезвычайного упрощения

внешней морфологии, так и весьма сложно дифференцированных представителей. Рассматривая партенит трематод, можно понять, как преобразуется мускулатура, когда плоский червь становится малоподвижным и мешковидным, а также приобретает обширную полость тела (зародышевую камеру). Особи гермафродитного поколения демонстрируют эволюционные изменения мышечной системы, обусловленные разными типами продольной дифференциации тела (например, самый обычный случай – разделение на преацетабулярный, постацетабулярный отделы и хвост). В данной работе я попыталась проследить подобные преобразования мышечной системы на примере разных стадий жизненного цикла порядка 30 видов трематод.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-60156 мол_а_дк.

ДЛЯ ЧЕГО АКУЛЕ *HEPTRANCHIAS PERLO* ОСОБЫЙ МУСКУЛ, ОПУСКАЮЩИЙ ГОЛОВУ?

Н. В. КРЮКОВА

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
email: nsterna@gmail.com

В процессе изучения мускулатуры головы *Hepttranchias perlo* мы обнаружили хорошо выраженный мускул, идущий от вентральной поверхности черепа к вентральной поверхности позвоночника непосредственно под ними. Он не связан с висцеральным черепом и потому не является *m. subspinalis*, описанным для других акул. Положение мускула, ориентация и крепление волокон позволяют предположить, что он опускает голову и назвать его *m. rectus capitis ventralis*, как подобный мускул в шее тетрапод.

Манипулируя синдесмологическим препаратом черепа *Hepttranchias perlo*, мы выяснили, что выдвигание нижней челюсти вперед приводит к задиранию головы относительно остального туловища. Задирание головы при протракции нижней челюсти обусловлено амфистилией, отличающей многожаберных от других акул. Механизм состоит в том, что приложенное к нижней челюсти протрагирующее усилие передается через верхнюю челюсть на заглазничный отросток нейрокраниума.

Нам не удалось обнаружить мускулов-протракторов нижней челюсти. По-видимому, выдвигание нижней челюсти вперед связано с внешними силами. Они могут возникать, например, при попытке схваченной

добычи спастись или при попытке самой акулы отделить кусок от крупного объекта. По литературным данным, в рацион представителей *Nexanchiformes* входят рыбы, головоногие и млекопитающие.

У акул с такой же реализацией подвески челюстей, как у *Heptranchias perlo*, можно ожидать как задирания головы при выдвигании нижней челюсти вперед, так и наличия *m. rectus capitis ventralis*, противодействующего этому вынужденному движению. Напротив, у акул с гиостилией выдвигание челюстной дуги вперед не приводит к задиранию головы, в мускуле, который этому противодействует, нет необходимости, и он действительно не обнаружен. Можно ожидать, что у всех таких акул этот мускул отсутствует.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (15-29-02771 офи-м).

ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОФЕССОРА Ф. Я. ДЗЕРЖИНСКОГО, КОТОРЫЕ НЕ БЫЛИ ПОСВЯЩЕНЫ ЧЕЛЮСТНОМУ АППАРАТУ ПТИЦ

А. Н. КУЗНЕЦОВ

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

В XX веке Феликс Янович Дзержинский был на кафедре зоологии позвоночных МГУ самым выдающимся морфологом и основал на ней школу биомеханики. Со студенческих лет его постоянным объектом, как и у большинства его учеников, был челюстной аппарат птиц, а методом анализа – графическая статика, воспринятая Дзержинским из работ немецкого биомеханика Бенно Куммера. По детальности анатомирования и тотальности охвата материала работы Дзержинского тоже можно отнести к немецкому стилю. После Дзержинского и его школы в челюстном аппарате птиц осталось мало нерешенных вопросов. В выводах Дзержинский отличался осмотрительностью, когда это касалось его излюбленного объекта, но за его пределами он позволял себе и фантазии, и полет мысли, которыми блистал на своих лекциях по сравнительной анатомии. В научных публикациях эта смелость мысли почти не отражена – только в тезисах о том, что мышечная хорда в теле ланцетника служит активной продольной распоркой, – это было доложено на Одесской областной конференции памяти А. О. Ковалевского в 1990 г. – и в работе о механизме головы латимерии, идея которой кратко изложена в 1998 г. в небольшом пособии по сравнительной анатомии. Развернутая рукопись

об этом механизме была написана Дзержинским лишь перед самой смертью – это его последний текст. Сама же гипотеза родилась много раньше и была воплощена в виде шарнирной модели черепа латимерии из ДСП, которую Дзержинский демонстрировал студентам уже в 1980 г. Идея состоит в том, что в таком двублочном кинетическом черепе хорда, свободно проходя сквозь задний блок, служит гидравлическим передатчиком силы туловищных миомеров на передний блок черепа, что и обеспечивает его подъем. Так Дзержинский разрешил загадку черепа латимерии, который ставил всех других исследователей в тупик, поскольку никакими собственными мышцами, способными задрать передний блок, голова латимерии не располагает. Но если их нет в голове, значит они есть за ее пределами. Гениальная догадка, что хорда может передавать на передний блок черепа силу мышц, лежащих вне головы, не посетила никого, кроме профессора Дзержинского!

О РАЗВИТИИ ЭЛЕМЕНТОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПЕРЕЛЕТНОЙ САРАНЧИ *LOCUSTA MIGRATORIA L.* В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Т. В. КУЗНЕЦОВА

Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: kuznetsova_tv@bk.ru

Исследованию развития элементов ЦНС насекомых посвящено немало работ, однако только в отдельных работах мы находим материалы о развитии ЦНС на самых ранних стадиях постэмбрионального развития. В данной работе мы сопоставили наши данные по световой микроскопии, электронно-микроскопическим и гистохимическим исследованиям метаторакального ганглия личинки саранчи (Кузнецова и др., 2000; Кузнецова, 2003, 2009) через сутки после вылупления из яйца. Показано, что мотонейроны, иннервирующие основную крыловую мышцу, депрессор крыла, четко идентифицируются на срезах ганглия уже через сутки после вылупления личинки из яйца, но имеют признаки незрелой клетки (отношения ядро-цитоплазма, развитие нейропиллярных отростков). Отметим, что функция полета у таких личинок еще отсутствует. В непосредственной близости к этим мотонейронам, а также в основном нейропиле нами были выявлены мультивезикулярные тельца, которые принято связывать с

дегенерацией. В основном нейропиле этого ганглия отчетливо выявляются синапсы конвергентного, дивергентного типа и типа *en passant*. В синаптических терминалях вентральной части основного нейропиля преимущественно содержатся светлые сферические пузырьки (80%), в меньшем количестве темные гранулы (15) и нейросекреторные гранулы (5%). Интересно, что изучение распределения NADPH-диафоразной активности в метаторакальном ганглии личинки саранчи выявило NADPHd-позитивные мотонейроны крыловой мышцы, нейросекреторные клетки типа В и некоторые локальные интернейроны, что может указывать на их функционирование на начальных этапах постэмбрионального развития. Все эти элементы у личинки раннего возраста были приурочены к тем же отделам метаторакального ганглия, что и у взрослого насекомого.

Изучение структурно-функциональных особенностей развития нервных элементов ЦНС представляют интерес для понимания последовательности развития структур и становления функций живых организмов, как в онтогенетическом, так и в филогенетическом аспекте.

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО И ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ *COPTOTHYRIS GRAYI* (RHYNCHONELLIFORMEA, BRACHIOPODA)

Т. В. Кузьмина¹, Е. Н. ТЕМЕРЕВА²

¹ Московский государственный университет, Москва, Россия; email: kuzmina-t@yandex.ru (Т. В. Кузьмина), ²temereva@mail.ru (Е. Н. Темерева)

Брахиоподы — морские беспозвоночные с разными типами личиночного развития. В настоящей работе описано развитие брахиоподы *Coptothyris grayi* и предложен исходный план строения личинки брахиопод.

Материалом для работы послужили взрослые особи *C. grayi*, собранные в заливе Восток Японского моря в июле 2015 года. Оплодотворение было поставлено в лабораторных условиях. Стадии развития фиксировали в 2.5% глютаральдегиде на какодилатном буфере. Дальнейшую обработку материала проводили по стандартной методике для сканирующей электронной микроскопии.

Дробление *C. grayi* — радиальное с неравномерным первым делением. Через 10 часов после оплодотворения (п. о.) шаровидные бластулы, покрытые ресничками, выходят из-под оболочки оплодотворения. Через

14 часов 30 минут п. о. сформированы ранние гастрюлы с округлым бластопором. Через 17 часов п. о. бластопор вытягивается и становится щелевидным, передне-задняя ось гастрюлы удлиняется. Через 19 часов п. о. сформированы поздние гастрюлы, у которых начинает обособляться головная лопасть. Через 25 часов п. о. сформированы двулопастные личинки, разделенные на головную лопасть и туловище. Через 34 часа п. о. сформированы ранние трехлопастные личинки, четко разделенные на три лопасти: головную, мантийную и ножную. На головной лопасти располагаются глазные пятна и везикулярные тельца. Мантийная лопасть состоит из двух полукругов, разведенных на брюшной стороне щелевидным бластопором. Через 38 часов п. о. сформированы зрелые личинки. На этой стадии бластопор полностью замыкается. Мантийная лопасть представляет собой единую складку, окружающую основание ножки. По краю мантии располагаются 2 пары пучков щетинок.

Раннее обособление головной лопасти у *S. grayi*, вероятно, является примитивным признаком, характерным для других типов личинок брахиопод. Возможно, исходно у брахиопод была двулопастная планктотрофная личинка с головной лопастью и туловищным отделом.

NEUROSNCYTIUM У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

А. А. ЛАКТИОНОВА

Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: lacsasha@mail.ru

Прошло много лет со времени описания нейронной теории и опровержения основных положений ретикуляристов. Теперь справедливость нейронной теории никем не оспаривается. Однако точно так же не оспаривается и наличие своеобразных феноменов цитоплазматического слияния в нервной системе ряда беспозвоночных. В литературе уже есть общепризнанные факты наличия в нервной системе настоящей цитоплазматической синцитиальной межнейронной связи. Невозможно игнорировать обнаружение синцитиальной связи у моллюсков, ракообразных, полихет и других беспозвоночных. Так, например, описанный Дж. Янгом (1936) гигантский аксон головноного моллюска (*Loligo pealii*), образованный путем синцитиального слияния отростков многих мелких нейронов, стал излюбленным объектом многих электрофизиологических опытов известных экспериментаторов. С помощью этого синцитиально образованного аксона были сделаны

крупные фундаментальные открытия по биофизике нейромембран. При этом ни у кого не возникало сомнений в том, что речь идет об одиночном аксоне, то есть синцитии многих отростков, а не о пучке самостоятельных аксонов множества нейронов. Дж. Янг продемонстрировал также синцитиальную «протоплазматическую непрерывность» в нервной системе и других цефалопод. Свои морфологические данные автор подтвердил электрофизиологическими экспериментами. Синцитий описан и у взрослых креветок *Macrobrachium rosenbergii* и у *Myxicola infundibulum* между гигантскими нейронами, участвующими в реакции избегания, а также у мотылька *Manduca sexta*. Многоклеточный или синцитиальный тип формирования гигантских волокон найден у аннелид, ракообразных. Были даже предприняты попытки, отчасти удачные, срastить (слить) периферические и центральные культя перерезанного крупного двигательного волокна ракообразных (Bittner, 1973; Bouton, Bittner, 1981). После этих исследований не остается сомнений в том, что синцитиальная межнейронная связь существует.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЦЕРКАЛЬНЫХ СЕНСИЛ У ИМАГО СВЕРЧКОВ РОДОВ *GRYLLUS* LINNAEUS, *PHAEOPHILACRIS* WALKER И *GRYLLOTALPA* LATREILLE

А. М. Луничкин, А. Н. Князев

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

Анализ собственных экспериментальных и литературных данных позволил выделить два основных направления эволюции церкальной системы, связанных с освоением насекомыми разных экологических ниш. Одно направление характеризуется совершенствованием полета, паразитизмом, симфилией, что привело к частичной или полной редукации церков. Сенсорная функция этих редуцированных придатков до сих пор не исследована. Второе было обусловлено переходом насекомых к активному, но скрытому образу жизни в дуплах деревьев, в нижних ярусах растительности, в подстилке, в почве, в пещерах. Эволюционно «исходная» функция церков изменилась с локомоторной (она присуща филогенетически более древним группам) на сенсорную, к совершенствованию сенсорных функций церков и последующему формированию сложных сенсорных комплексов, объединивших сенсорные системы близких и разных модальностей.

Примером могут служить современные сверчки (Gryllidae).

В процессе работы исследовали церки представителей трех групп, занимающих разные экологические ниши. Это сверчки, обитающие в расщелинах и других укрытиях, «факультативные» и «облигатные» норные сверчки. Используя методы световой и сканирующей электронной микроскопии, мы провели сравнение сенсилл церкальной системы африканского пещерного сверчка *Phaeophilacris bredoides* Kaltenbach, двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. и медведки *Gryllotalpa gryllotalpa* L.

Есть основания полагать, что в результате удалось выявить ряд базовых принципов морфо-функциональной организации, формирования и исторического развития полифункциональной церкальной системы, как составляющей сложных сенсорных комплексов насекомых.

СОЕДИНИТЕЛЬНОТКАННЫЙ КАРКАС ЛЕТАТЕЛЬНОЙ ПЕРЕПОНКИ РУКОКРЫЛЫХ

В. А. МАКАРОВ¹, А. А. ПАНИЮТИНА², И. Б. СОЛДАТОВА¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия; email: vita.makarov@gmail.com

²Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

Летательная перепонка рукокрылых снабжена сложной коллагеново-эластиновой сетью. Этот каркас необходим для передачи на скелет животного сил, действующих на перепонку со стороны воздуха. Однако подробные исследования строения и разнообразия этой сети никогда не проводились.

Нами исследовано строение каркаса перепонки у представителей двух семейств рукокрылых – листоносых (Phyllostomidae) на примере *Carollia perspiciata* (6 крыльев) и гладконосых (Vespertilionidae) на примере *Myotis brandtii* (10 крыльев), *M. dasycneme* (2), *Vespertilio murinus* (4), *Pipistrellus nathusii* (2), *P. pygmaeus* (2), *Nyctalus noctula* (2).

Первое, что можно отметить: высокую степень сходства строения коллагеново-эластинового каркаса в пределах семейств.

Мы выделили три типа организации волокон: система параллельных нитей, ортогональная сеть и ячеистая (сотовая) организация. Ячеистая сеть обнаружена только у листоносов, тогда как у всех гладконосых встречаются лишь два более простых типа. Ячеистая структура сетки присутствует в хиропатагиуме между IV и V пальцами, а также в

плагиоупатагиуме (позади локтевого сустава и между предплечьем и V пальцем). Кроме того, между III и IV, и между IV и V пальцами у листоносов развиты центральные жилки, ориентированные подобно пальцам.

У всех исследованных видов по заднему краю перепонки тянутся ряды параллельных волокон. Ортогональная сеть отмечена в проксимальной части плагиоупатагиума у представителей обоих семейств, но направление волокон различно. У гладконосых одни волокна идут от плеча к задней ноге параллельно туловищу, а другие от туловища, перпендикулярно первым. У листоносов же одни идут от туловища и плеча в сторону заднего края перепонки, а перпендикулярные им от туловища и задней ноги к плечу и в сторону пятого пальца. Остальные участки перепонки армированы более или менее параллельными волокнами.

В уропатагиуме у листоносов четких армирующих волокон не обнаружено, а у гладконосых они представлены ортогональной сетью. Основным армирующим элементом пропатагиума является толстый эластичный тяж по переднему краю.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (15-04-05049А).

ПРИЧИНЫ СНИЖЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ БЛАГОРОДНЫХ ЛОСОСЕЙ (SALMO)

А. А. МАХРОВ¹, В. С. АРТАМОНОВА¹, А. Н. ПАШКОВ², С. И. РЕШЕТНИКОВ³

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия; email: makhrov12@mail.ru (А. А. Махров)

² Краснодарское отделение ФГБНУ «Азовский НИИ рыбного хозяйства», Краснодар, Россия; email: apashkov@mail.ru (А. Н. Пашков)

³ Кубанский государственный университет, Краснодар, Россия; email: reshsi@rambler.ru (С. Ю. Решетников)

Как показано Н. И. Вавиловым (1926), максимальное морфологическое разнообразие наблюдается в центрах происхождения видов. Позже выявлена более общая закономерность – большее морфологическое разнообразие внутри древних таксонов по сравнению с тем, которое наблюдается внутри таксонов, возникших недавно (Мамкаев, 1968). Это явление получило название «архаического многообразия» (Рожнов, 2006). Причины его точно не известны.

С использованием открытой Н. И. Вавиловым закономерности показано, что центр происхождения рода *Salmo* находился в Понто-Каспии

(Рухкян, 1989). Кроме того, на Кавказе найдены ископаемые останки представителей этого рода (Пипоян, 2012).

Проследив связь морфологических признаков с условиями обитания благородных лососей, мы пришли к выводу, что снижение морфологического разнообразия внутри этой группы по мере расселения из центра происхождения связано с исчезновением некоторых экологических форм. Так, в бассейне Средиземного моря отсутствует проходная форма. В северной Европе нет летнерестующих форм, редки формы, нерестящиеся в озерах.

Однако снижение морфологического разнообразия в ходе эволюции может быть связано не только с экологическими, но и с генетическими факторами. Так, у атлантического лосося (*S. salar*) способность к образованию жилых форм снижена в результате хромосомной мутации (Махров и др., 2013).

Работа поддержана Программой «Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления».

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРОХОДНОГО И ЖИЛОГО АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.): ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННОЙ И РЕЛИКТОВОЙ ФОРМ НЕ ОТЛИЧАЕТСЯ

А. А. МАХРОВ¹, А. О. ЮРЦЕВА², В. С. АРТАМОНОВА¹, Д. Л. ЛАЙУС³, В. А. ШИРОКОВ⁴, И. Л. ЩУРОВ⁴

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; email: makhrov12@mail.ru (А. А. Махров)

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ayurtseva@gmail.com (А. О. Юрцева)

³ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: dlajus@gmail.com (Д. Л. Лайус)

⁴ Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Петрозаводск, Россия; email: shurov@research.karelia.ru (И. Л. Щуров)

Большинство популяций атлантического лосося представлено особями проходной формы. Они проводят первые годы жизни в реке, потом уходят на нагул в море. Значительно реже встречаются популяции этого вида, представленные рыбами, проводящими всю жизнь в пресной воде (Смирнов, 1979). Такие популяции обоснованно считаются реликтовыми (Кудерский, 1977).

Мы сравнили остеологические признаки молоди проходной формы из реки Кереть в бассейне Белого моря и пресноводной формы из реки Шуя в бассейне Онежского озера. Каждая форма была представлена тремя выборками – особями из природной популяции, а также рыбами, выращенными из икры на Кемском и Выгском рыбоводных заводах (Карелия). Это позволило оценить влияние на изучаемые признаки как происхождения рыб, так и условий среды.

Показано, что различия между формами закреплены генетически. Однако условия обитания также влияют на остеологические признаки. При этом фенотипическая пластичность пресноводной формы оказалась выше, чем проходной формы, хотя это различие не было значимым.

Таким образом, результаты исследования остеологических признаков атлантического лосося не дают оснований считать, что фенотипическая пластичность реликтовых форм понижена.

Работа поддержана Программой «Биоразнообразие природных систем» (подпрограмма «Генофонды живой природы и их сохранение»).

ЧТО ТАКОЕ ПЕРВЫЙ ПАЛЕЦ?

Д. Н. МЕДНИКОВ

*Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
e-mail: ranodon@yandex.ru*

Первый палец отличается от остальных пальцев конечностей тетрапод большим морфологическим и молекулярным своеобразием. Из-за этого не ясно место 1-го пальца в архетипе тетраподной конечности.

У углозубов мезенхима, дающая начало 1-му пальцу обособливается из преаксиального мезенхимного облака, отделенного от постаксиальной мезенхимы бедным клетками пространством, распространяющимся дистально в конусовидный плавничок. Этот плавничок классифицируется многими авторами как гомолог дистального конца плавника саркоптеригий. Первый палец располагается преаксиально от плавничка, 2-ой палец – постаксиально. Исходя из особенностей дальнейшей дифференцировки скелетогенной мезенхимы, и миологических данных, можно предположить, что 1-ый палец связан в своем генезисе с последним членом пальцевой дуги – *basale commune* (с которым соединен и 2-ой палец) и не имеет генетической связи с первым преаксиальным лучом.

У тиктаалика последний член метаптеригиальной оси (= пальцевой

дуги тетрапод) также несет два луча, которые можно сопоставить с 1-ым и 2-ым пальцами четвероногих. Получается, что общее основание 1-го и 2-го пальцев — первичное, предковое для тетрапод состояния. Однако, у всех известных в этом отношении палеозойских тетрапод общего основания для 1-го и 2-го пальцев нет, а каждый из них начинается от отдельного элемента пальцевой дуги, то есть *basale commune* хвостатых амфибий является поздним эволюционным приобретением. Можно предложить два решения этой проблемы. Первичное общее основание 1-го и 2-го пальцев могло в процессе эволюции разделиться на два, то есть произошло увеличение числа мезомеров в метаптери-гиальной оси тетрапод, что плохо согласуется с общей тенденцией сокращения числа мезомеров в других группах тетраподоморф. Более вероятное решение — это превращение в элемент мезоподия метакарпалии/метатарзалии 1-го пальца и сохранение у большинства тетрапод единого мезоподияльного основания первых двух пальцев, которым является *distale 2*. Данные по антракозаврам и синапсидам подтверждают это предположение. У этих тетрапод *distale 1* представлено крупным элементом, очень похожим по своей морфологии на фалангу. То есть *distale 1* является проксимальным членом 1-го пальца, а *distale 2* — самым дистальным членом пальцевой дуги.

ПОЛОЖЕНИЕ НОВОГО ВИДА НИЖНЕПЛИОЦЕНОВОЙ ПИЩУХИ ИЗ АРМЕНИИ В СИСТЕМАТИКЕ ПИЩУХОВЫХ

Г. У. МЕЛИК-АДАМЯН

Институт геологических наук НАН, Ереван, Армения; email: hmelik-adamyuan@mail.ru

Семейство пищуховых *Ochotonidae* Thomas, 1897 включает 17 вымерших и один рецентный род *Ochotona* Link, 1795, насчитывающий 27-30 современных и 39 позднемиоцен-голоценовых вымерших видов (Ербаева, 1988; Млекопитающие России, 2012; Erbajeva, Flynn et al., 2015).

В Закавказье плиоценовые пищухи известны только из местонахождения Нурнус (биозона MN-14a) Армении, откуда определен новый вид *Ochotona agajani* Melik-Adamyan, 2003, названный в честь доктора биол.наук, профессора Александра Карэновича Агаджаняна (Мелик-Адамян, 2003).

Новый вид из Нурнуса характеризуется мелкими размерами: коронарная длина мандибул (более 20 экз.) P_3 - M_3 от 6.6-7.8 мм, длина P_3 (28 экз.) 1.25-1.59 мм. Толщина в области симфиза мандибул 2.9-3.1

мм, что позволяет идентифицировать этот вид в рамках рода *Ochotona*, у которого данная толщина всегда меньше 4 мм (Гуреев, 1964). По строению жевательной поверхности P_3 нурнусская палеопопуляция характеризуется значительной внутривидовой изменчивостью, что позволяет условно выделить 4 основных морфотипа: «ромб», «выпуклый ромб», «трилистник» и «двулистник».

От *Ochotona azerica* Gadz. et Ali., 1969, из пятого среднеашельского слоя Азохской палеолитической пещеры (Алиев, 1969), от *Ochotona* sp. из мустьерской палеолитической пещеры Мец Тагер (Гаджиев, Алиев, 1966) Гадрутского района Нагорно-Карабахской Республики и субфоссильных позднеголоценовых пищух Армении (Даль, 1957) нурнусский вид отличается более мелкими размерами.

Пищуха из Нурнуса по морфологии P_3 обнаруживает наибольшее сходство с *O. antiqua* Pidoplitzko, 1933 из среднего плиоцена Молдовы и Украины (Аргируполо, Пидопличко, 1939), *O. cf. antiqua* из нижнего плиоцена (MN-14) Косякинского карьера Ставрополя (Аверьянов, Тесаков, 1998), *Proochotona cf. exima* из понтического местонахождения Гусиный перелет в Казахстане и *Proochotona exima* из верхнего мэотиса Молдовы (Гуреев, 1964; Ербаева, 1988). Эти формы по строению жевательной поверхности P_3 характеризуются высокой внутривидовой изменчивостью, что подтверждает мнение А. А. Аргируполо и И. Г. Подопличко о необходимости включения рода *Proochotona* в род *Ochotona* в качестве подрода.

НАРУШЕНИЯ ЛАРВАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ *PLATYNEREIS DUMERILII* ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЭКЗОГЕННОЙ РЕТИНОВОЙ КИСЛОТЫ

Т. А. МИНАКОВА, М. А. КУЛАКОВА

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

Ретиновая кислота (РА) — первая открытая молекула, за которой признана функция морфогена. Её биогенез и роль в развитии и регенерации позвоночных животных подробно изучена. Одна из главных функций РА в эмбриогенезе — регионализация передне-задней оси тела через посредничество Нох-генов, часто рассматривается исключительно в связи с эмбриогенезом и эволюцией хордовых (Takayuki Onai et al., 2009). Более того, долгое время считалось, что сигналинг с участием

RA и одного из её рецепторов (RAR) — эволюционное новшество, «изобретённое» позвоночными животными. Это мнение сложилось в связи с отсутствием многих компонентов RA-сигналинга в единственной хорошо изученной ветви первичноротых животных — Ecdysozoa. Масштабный скрининг геномов ряда первичноротых животных выявил у аннелид и моллюсков те же компоненты RA-пути, что и у позвоночных. Этот факт указывает на присутствие «полноценного» RA-сигналинга у последнего общего предка первично- и вторичноротых животных. Тем не менее, вопрос об анцестральной причастности RA-сигналинга к осевому паттернированию остаётся открытым.

В нашем исследовании личинки полихеты *Platynereis dumerilii* нескольких возрастов (2h, 24h, 48h) в течение суток инкубировались в морской воде, содержащей от 1 мкМ до 10 мкМ ретиноевой кислоты, растворённой в 0.1% DMSO. Оказалось, что полученные в эксперименте личинки статистически достоверным образом отличаются от контрольных. Одно из важных различий заключается в изменении пропорций тела метатрохофор после суточной инкубации (24h-48h) в 5-10 мкМ RA. Мы обнаружили, что на уровне простых морфометрических показателей происходит уменьшение относительной ширины сегментов, при сохранении общей длины личинки. Таким образом, в нашем экспериментальном исследовании впервые показано влияние экзогенной ретиноевой кислоты на осевую регионализацию у первичноротого животного из эволюционной ветви Lophotrochozoa.

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

ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ СИСТЕМА МОРСКИХ ПАУКОВ (ARTHROPODA: PUSNOGONIDA)

Е. И. МЯСНИКОВА

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: zhenia412@mail.ru

Морские пауки (Pusnogonida) — это класс морских членистоногих, сочетающий ряд уникальных признаков с чертами строения других классов (паукообразные, ракообразные, а также трилобиты и ряд других вымерших форм) и типа в целом, что требует отнесения их к таксонам категории incertae sedis. Иерархическая форма системы членистоногих не позволяет однозначно указать в ней место морских пауков и отразить

связи отдельных таксонов внутри них самих. В качестве альтернативы перспективно создание варианта параметрической системы этого таксона. Анализ специфики и размаха изменчивости около 20 таксономически-значимых признаков показал, что для построения системы данного класса (до уровня семейств и отдельных родов) наиболее удобны признаки, использованные ранее В. М. Шимкевичем: число члеников первых трёх пар конечностей (хелифоры, пальпы и овигеры). Если отложить значения этих признаков на трёх осях координат в соответствии с эволюционной логикой их изменений (правило олигомеризации В. А. Догеля), образуется таксономическое пространство класса, заполненное крайне неравномерно. Известные рода образуют в нём две грани (из 6 возможных), включающих также ряд вакансий, и почти не задевают его внутренних частей. Близкие рода расположены в соседних ячейках, но также неравномерно. В соответствии с полярностью использованных признаков меняются значения и других параметров морских пауков, например, число и положение половых отверстий. Вымершие рода в полученной системе занимают периферию ареала освоенных таксоном форм — как в плезиоморфном, так и апоморфном полюсах, что указывает на нелинейный характер эволюции этого таксона. На эту систему можно нанести и другие известные признаки класса, например, характер их расселения. Распределение в системе представителей двух наиболее обособленных фаун — Арктической и Антарктической, при большом сходстве, демонстрирует более древний и обособленный характер последней. Полученная нами трёхмерная параметрическая система пантопод визуализирует ряд известных закономерностей морфологии, биологии, распространения и разнообразия этой группы, способствуя пониманию их эволюции.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЗУБОВ ЛИСИЦ РОДА *VULPES* И ЛИСОПОДОБНЫХ ПСОВЫХ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ АМЕРИКИ (*UROCYON*, *CERDOCYON*, *DUSICYON*)

О. Г. НАНОВА¹

¹ Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия; email: nanova@mail.ru

С помощью методов геометрической морфометрии исследована изменчивость формы верхнего зубного ряда лисоподобных псовых. В анализ включены 259 экземпляров тринадцати видов, представляющие три

филогенетические ветви — собственно лисицы рода *Vulpes*, североамериканские лисицы рода *Urocyon*, являющимся базальным ко всем лисицам и южноамериканские «лисицы» (род *Cerdocyon* и *Dusicyon*), которые являются сестринской группой рода *Canis*. Анализ показал, что по форме зубного ряда три исследуемые филогенетические ветви псовых в значительной степени перекрываются, т.е. генерализованная форма лисицы воспроизводится в семействе Canidae несколько раз с высокой точностью. Наиболее сильно ото всех отличается специализированный к северным условиям песец *Vulpes lagopus*, обладающий более короткой мордой и более выдвинутыми в буккальном направлении хищническими зубами. Межвидовая изменчивость внутри рода *Vulpes* (после исключения песца из анализа) в значительной степени объясняется размерной аллометрией. Так, у мелких видов (фенек *V. zerda* и песчаная лисица *V. rueppellii*) наблюдается увеличение первого моляра относительно хищнического зуба, а у наиболее крупного в роде вида — обыкновенной лисицы *V. vulpes* — происходит относительное уменьшение первого моляра. Межвидовая изменчивость формы внутри ветви южноамериканских «лисиц», напротив, не связана с размером, т.е. аллометрия не может объяснить в данном случае межвидовые различия в форме зубного ряда. Ковариационные матрицы всех исследуемых видов равноудалены друг от друга, что говорит о сходстве корреляционной структуры зубов независимо от филогенетической принадлежности вида. Мы показали сходство ковариационных матриц в трех филогенетически обособленных группах псовых со схожей морфологией.

Данная работа выполнена при поддержке фонда РФФ, грант № 14-50-00029.

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ КЕРГЕЛЕНСКИХ НОСОРОГОВ БЕЛОКРОВОК РОДА *CHANNICHTHYS* RICHARDSON, 1844 (СЕМ. CHANNICHTHYIDAE)

Е. А. НИКОЛАЕВА

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: dolphcat@mail.ru

Существующая в настоящее время система антарктических рыб р. *Channichthys* Richardson, 1844, эндемиков Кергеленской зоогеографической провинции, требует существенного пересмотра. К настоящему времени в составе рода описано 9 номинальных видов, валидность большинства которых вызывает сомнения.

Целью исследования стало выполнение таксономической ревизии р. *Channichthys* на основе сравнительного изучения внешней морфологии и строения жаберного аппарата, а также подтверждение или опровержение валидности выделенных ранее видов данного рода с применением многомерных статистических методов.

Материалом для изучения послужили все имеющиеся в коллекции лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) экземпляры рыб данного рода (273 шт.), а также голотипы из коллекции Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев) (9 шт.).

В ходе проведенного исследования были получены следующие результаты:

1) В коллекции ЗИН РАН подтверждена валидность 4 видов этого рода: *Channichthys rhinoceratus*, *Ch. velifer*, *Ch. rugosus* и *Ch. panticaepei*.

2) В коллекции Зоологического музея НАН Украины также имеются виды *Ch. aelitae*, *Ch. mithridatis*, *Ch. richardsoni*, *Ch. bospori* и *Ch. irinae* (голотипы). Однако полученные результаты не подтверждают валидность этих видов, и они должны быть сведены в синонимию к видам *Ch. rhinoceratus* (*Ch. aelitae*, *Ch. mithridatis*, *Ch. richardsoni*) и *Ch. panticaepei* (*Ch. bospori*, *Ch. irinae*) соответственно.

3) На основании проведенного морфологического анализа жаберного аппарата возможно выделение в составе рода *Channichthys* 2 групп: I – имеющих 1 ряд (наружный) жаберных тычинок на жаберных дугах (*Ch. rhinoceratus*, *Ch. velifer*, *Ch. rugosus*), и II – имеющих 2 ряда (наружный и внутренний) жаберных тычинок на жаберных дугах (*Ch. panticaepei*).

4) Морфометрические отличия, отмеченные для видов, сводимых в синонимию, по-видимому, отражают внутривидовую изменчивость, в том числе и онтогенетическую.

Работа поддержана грантом РФФИ №15-04-02081а.

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПОЛИХЕТ И СПОСОБЫ ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ

Е. Л. Новикова, Н. И. Бакаленко, М. А. Кулакова

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: elena.novikova.03.06@gmail.com (Е. Л. Новикова), bakalenko@gmail.com (Н. И. Бакаленко), iribus@rambler.ru (М. А. Кулакова)

Представители класса полихет отличаются широкими и крайне разнообразными регенерационными возможностями. Даже среди животных, принадлежащих к одному и тому же семейству, встречаются

виды, которые способны отращивать и головные и хвостовые структуры, способные только к униполярной регенерации, либо не способные к регенерации вовсе.

В лаборатории экспериментальной эмбриологии мы изучаем регенерацию двух близкородственных полихет — беломорской *Alitta virens* и средиземноморской *Platynereis dumerilii*. Эти эррантные полихеты не способны к передней регенерации, но могут быстро отращивать заднюю часть тела после ее утраты. Методом гибридизации *in situ* мы показали, что в ходе восстановительных процессов градиентная экспрессия генов Нох-кластера, обнаруживаемая в интактных животных, претерпевает реорганизацию в соответствии с новыми пропорциями тела. Это свидетельствует об участии Нох-генов полихет в создании позиционной информации в постоянно растущем теле за счет градиентного распределения молекул в теле червя.

Исследование «хвостовых» частей тела, которые не способны к отращиванию головных структур, показало, что в месте повреждения сразу после операции происходит активация тех же генов, которые при задней регенерации, вероятно, определяют восстановление заднего конца тела.

При декапитации у обоих нарушалась динамика восстановительных процессов и морфология структур, сформировавшихся *de novo*. После суточной декапитации *A. virens* восстанавливал зону роста, пигидий и даже формировал несколько сегментов. Рост был замедлен, скорость формирования этих сегментов была ниже, а морфология пигидиальной лопасти — аномальна. Подопытные *P. dumerilii* формировали отчетливо аномальный пигидий, не образовывали сегментов и утрачивали способность к осевой регенерации после недельной декапитации.

Работа поддержана грантом СПбГУ № 1.38.209.2014 и грантом РФФИ № 14-04-01531-а.

СГИБАТЕЛЬНЫЕ СКЛАДКИ И ГРУППЫ СЦЕПЛЕНИЯ ПАЛЬЦЕВ КИСТИ У ПРИМАТОВ: ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ХИРОМАНТИЯ

М. А. НОВИКОВА

Московский государственный университет, Москва, Россия

В нашей работе мы сделали предположение о соответствии сгибабельных борозд «группам сцепления» пальцев у приматов.

Основными объектами для изучения были выбраны широконосые обезьяны, поскольку в этой группе наблюдается наибольшее разнообразие способов захвата передней конечностью.

Основные сгибательные борозды на кисти приматов: сгибательная складка большого пальца; проксимальная; дистальная; «обезьянья» (результат слияния или, наоборот, неразделения дистальной и проксимальной), продольная.

Для разных групп обезьян и человека мы описали наиболее характерные «наборы» сгибательных борозд, сопоставили их с «группами сцепления» пальцев (группы пальцев, сгибаемые совместно) и способами захвата кистью (цифрами в скобках указаны номера пальцев):

- противопоставление большого пальца истинное (узконосые обезьяны) и ложное (капуцин) – две группы сцепления (1 и 2-5);
- отсутствие противопоставления большого пальца (игрунки) – одна (1-5);

- хватание крюкообразной конечностью (коата) – одна (2-5);

- схизодактилия, способность широко разводить в стороны 2-ой и 3-ий пальцы при обхвате опоры (ревун) – две (1-2 и 3-5);

- синдактилия, частичное срастание 2-4 пальцев (львиная игрунка) – три (1, 2-4 и 5);

- точный захват большим и указательным пальцами (шимпанзе, человек) – нет групп сцепления, самостоятельное сгибание 1-го и 2-го пальцев (или две группы сцепления 1 и 2, а 3-5 исключены из сгибания);

- формирование указательного жеста (человек) – две (1 и 3-5, а 2 исключен из сгибания).

Сгибательная линия большого пальца имеется у всех обезьян, даже когда редуцирован большой палец. Это свидетельствует о том, что большой палец у приматов начал участвовать в захвате на ранних стадиях формирования хватательной конечности. У некоторых широконосых обезьян формируется дистальная поперечная складка (но без проксимальной) в связи с формированием у них схизодактильного охвата предметов. При переходе некоторых обезьян к брахиации, и боковому охвату формируется «обезьянья» складка. Обезьянья борозда человекообразных обезьян и человека распадается на дистальную и проксимальную, и таким путем обособляется указательный палец для точного захвата. У человека обезьянья борозда встречается как атавизм.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 15-04-05049А).

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ ГЛАЗА БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ *EMYS ORBICULARIS* L.

И. Г. ПАНОВА

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва, Россия; email: pinag@mail.ru

Развитие кровеносной системы болотной черепахи, обеспечивающей питание и дыхание сетчатки, освещено недостаточно, особенно на ранних стадиях эмбрионального развития. В настоящей работе на 13, 15, 19, 22, 25, 31 и 48 эмбриональные дни (ЭД) прослежено развитие внутриглазного гиалоидного кровоснабжения глаза и формирование сосудов хориоидеи.

На 13–15 ЭД вокруг глазного бокала рыхло расположены мезенхимные клетки (МК). Сосудистая щель в области глазного нерва еще не замкнута, через нее в стекловидное тело проникают МК, формирующие гиалоидные сосуды (ГС).

На 19 ЭД глаз асимметричен в дорсо-вентральной плоскости, выход зрительного нерва смещен в вентральную область, сосудистая щель в области глазного нерва уже полностью замкнута. ГС достигают своего максимального развития и смещены в вентральную сторону. Не доходя до хрусталика, ГС достигают не сомкнувшейся сосудистой щели в области начавших формирование цилиарных складок. На 19 ЭД из окологлазных МК начинается формирование хрящевой капсулы. Между пигментным эпителием и хрящевой капсулой рыхло лежащие МК дадут начало формированию капилляров хориоидеи.

На 22 ЭД в хориоидее появляются первые капилляры и единичные пигментированные меланоциты. ГС присутствуют в полости стекловидного тела.

На 25 ЭД ГС подвергаются регрессии. Остатки этих сосудов еще встречаются в полости стекловидного тела, в области выхода глазного нерва и не сомкнувшейся сосудистой щели в области цилиарных складок. Продолжается формирование капилляров в хориоидее, число пигментированных меланоцитов увеличивается. В цилиарных складках формируются капилляры.

На 31 ЭД ГС в полости стекловидного тела полностью отсутствуют. В хориоидее уже присутствуют крупные кровеносные сосуды, капиллярная сеть продолжает развиваться.

На 48 ЭД в хориоидее хорошо развиты крупные сосуды и сосудистая капиллярная сеть.

Полученные данные свидетельствуют о смене гиалоидного кровоснабжения сетчатки на хориоидальное, начиная приблизительно с 25 ЭД.

Выражаю благодарность М. В. Нечаевой за помощь в получении животных, Н. А. Ивановой за техническую помощь и Т. В. Хохловой за обсуждение результатов.

СТРОЕНИЕ ЛЕТАТЕЛЬНОЙ ПЕРЕПОНКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ

А. А. ПАНЮТИНА

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
email: myotis@mail.ru*

В строении летательной перепонки млекопитающих можно выделить несколько аспектов, по которым можно судить об эволюционном пути летательного аппарата. К таким аспектам относятся развитие основных отделов перепонки; её мускульное обеспечение и строение коллагеново-эластинового каркаса.

На сегодняшний день на Земле обитают 6 независимо возникших групп планирующих и 1 группа активно летающих млекопитающих. Строение их перепонки можно подразделить на следующие типы: присутствует только плагипатагиум (Diprotodontia: Acrobatidae), плагипатагиум + уropатагиум (Diprotodontia: Hemibelideinae), плагипатагиум + пропатагиум (Diprotodontia: Petauridae), плагипатагиум + пропатагиум + уropатагиум (Rodentia: Anomaluridae и Sciuridae), плагипатагиум + пропатагиум + уropатагиум + хиропатагиум (Dermoptera, Chiroptera). Важно, что в обоих семействах грызунов как часть армирующего каркаса выступает хрящевая шпора, хотя развивается она у летяг от гороховидной кости кисти, а у шипохвостов в области локтевого сустава из сесамовидной кости трехглавой мышцы. Ни в одной группе сумчатых, а также у шерстокрылов и рукокрылых, никаких скелетных дополнений нет. Эффективное натяжение перепонки без дополнительных скелетных элементов достигается благодаря возможности обеспечить латеральную ориентацию гленоидной впадины лопатки (что эквивалентно возможности разведения плечевых костей).

Мускулатура перепонки по большей части формируется на основе *m. cutaneus trunci*, небольшой вклад также дает *m. platysma*. У шипохвостых белок, шерстокрылов и рукокрылых имеется специфическая

мышца – *m. coracoscutaneus*, развивающаяся очевидно из гомологичных закладок. Это показывает, что несмотря на независимое возникновение перепонки, морфогенетические потенции к ее мускульному обеспечению у плацентарных сходны.

Коллагеновый каркас перепонки рукокрылых у различных представителей отряда имеет участки, волокна в которых идут от передней конечности к задней или к туловищу. Эти волокна можно считать рудиментом предкового состояния, когда перепонка использовалась для планирования и основные нагрузки распределялись между передними и задними ногами равноценно.

Работа поддержана РФФИ (14-04-01132, 15-04-05049).

НЕОБЫЧНАЯ ТОПОГРАФИЯ ВЕНТРАЛЬНОГО ЗУБЧАТОГО МУСКУЛА ПСОВЫХ КАК ПРИМЕР БИОЛОГИЧЕСКОЙ КООРДИНАЦИИ

А. А. ПАНЮТИНА, О. С. ЛУЧКИНА

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
email: myotis@mail.ru

Вентральный зубчатый мускул (*m. serratus ventralis*) млекопитающих – одна из ключевых мышц, обеспечивающих подвеску грудной клетки к передней конечности. У большинства млекопитающих с квадрупедальной локомоцией этот веерообразный мускул оканчивается компактно в области дорсо-каудального угла лопатки. Сходясь в эту точку от шеи и ребер, он удерживает угол на месте, задавая ось вращения, вокруг которой лопатка качается в парасагиттальной плоскости, подобно бедру в тазобедренном суставе.

У псовых окончание *m. serratus ventralis* смещено по лопатке вперед, так что у некоторых представителей центр крепления находится у ее дорсо-краниального угла. Видеосъемки гривистого волка, имеющего «экстремально переднее» окончание *m. serratus ventralis*, показали, что его лопатка действительно качается не относительно заднего угла, а относительно переднего. В чем же смысл такого выдвигания вперед точки подвески лопатки?

Хищникам важен стартовый разгон, но он выдвигает противоречивые требования к локомоторному аппарату, резче всего проявляющиеся у короткотелых высоконогих форм. С одной стороны, мышечную массу лучше сосредоточить в задних ногах, поскольку передние при

разгоне разгружены. С другой, центр тяжести лучше сдвинуть вперед, чтобы уменьшить запрокидывающий эффект пропульсивного толчка. Поэтому для резкого старта задние ноги выгодно отодвигать назад. Но при равномерном беге это приводит к увеличению плеча вертикальной силы толчка задних ног относительно центра тяжести, который необходимо компенсировать соответствующим увеличением момента силы передних ног. Этого можно достичь либо увеличением их силы, либо ее плеча относительно центра тяжести. Поскольку мускулатуру передних ног можно усиливать только в ущерб задним, первый вариант не оптимален. Увеличения же плеча силы легко достичь без ущерба старту, подвесив лопатку за передний угол, вместо заднего. Это и происходит у псовых.

Крепление зубчатого мускула псовых является прекрасным примером биологической координации: приспособление задних конечностей к старту влечет необходимость подстройки передних для сохранения баланса всей системы.

Работа поддержана РФФИ (14-04-01132, 15-04-05049).

АНАЛИЗ ВКЛАДА КАТЕХОЛАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИЮ РОСТА ТКАНИ СЕРДЦА ТЕПЛОКРОВНЫХ ЖИВОТНЫХ, НАХОДЯЩИХСЯ НА РАЗЛИЧНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Н. А. ПАСАТЕЦКАЯ^{1,2}, Е. В. ЛОПАТИНА^{1,2}

¹ Северо-Западный федеральный медицинский исследовательский центр им. В. А. Алмазова Министерства здравоохранения РФ, Санкт-Петербург, Россия; email: 79046449523@yandex.ru

² Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

Известно, что агонисты β -адренорецепторов способны модулировать сократительную функцию миокарда уже с 4 дня эмбрионального развития. К рождению происходит снижение чувствительности ткани сердца к катехоламинам, связанное с развитием и созреванием адренергической иннервации сердца. Механизм трофотропного влияния катехоламинов на рост и развитие клеток ткани сердца остается мало изученным.

Цель работы: изучение влияния адреналина на рост эксплантатов ткани сердца 10-12-дневных куриных эмбрионов и 1-3-х дневных новорожденных крысят.

Объектами исследования являлись эксплантаты ткани сердца 10-12 дневных куриных эмбрионов и 1-3-х дневных новорожденных

крысятах линии *Wistar*. В питательную среду экспериментальных эксплантатов добавляли адреналин и кардиоселективный β_1 -адреноблокатор атенолол в широком диапазоне концентраций. Анализ полученных данных проводили с использованием морфометрического метода и метода реконструкции оптических срезов.

Выявлено наличие дозозависимого действия катехоламинов на рост эксплантатов ткани сердца. Проведен сравнительный анализ действия катехоламинов на рост эксплантатов ткани сердца животных двух видов в условиях органотипического культивирования. Результаты, полученные при культивировании экспериментальных эксплантатов в питательной среде содержащей катехоламины и атенолол, свидетельствуют о реализации трофотропного действия катехоламинов за счет взаимодействия с β_1 -адренорецепторами. Установлено наличие связи трофотропного эффекта катехоламинов с рецептор-опосредованной модуляцией сигнальной функции Na^+ , K^+ -АТФазы. Полученные экспериментальные данные не выявили достоверных отличий между влиянием катехоламинов на процесс пролиферации клеток ткани сердца 1-3-х-дневных новорожденных крысят и 10-12 дневных куриных эмбрионов.

Работа поддержана грантом РФФИ № 16-34-00831.

БИОМЕХАНИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАБОТЫ МЫШЦ ПЕРЕДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ КРОКОДИЛОВ ПРИ НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ

Д. И. ПАЩЕНКО

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва, Россия; email: d-cattulus@yandex.ru

С помощью литературных данных удалось проанализировать механическую работу, которая совершается в каждом из суставов передней конечности миссисипского аллигатора (*Alligator mississippiensis*) во время фазы опоры. Исходные данные взяты из двух статей (Willey et al., 2004; Baier, Gatesy, 2013); из первой – графики изменения сил реакции опоры во время опорной фазы, соотнесённые с массой тела, из второй – данные по изменению углов в каждом из суставов передней конечности во время локомоторного цикла, а также видеозапись локомоторного цикла, выполненная сверху и сбоку.

Для анализа были отобраны 23 кадра, иллюстрирующие фазу опоры, на которых измерялись координаты центров вращения суставов

передней конечности (за нуль принималась точка опоры). Координаты и известные силы реакции опоры позволяют вычислить вращательные моменты этой силы относительно суставов; произведения моментов на соответствующие изменения суставных углов дают механическую работу мускулатуры. При этом оказывается возможным сэкономить энергию за счёт противофазы разных компонентов работы (Кузнецов, 1999).

У аллигатора подобную экономию энергии осуществляют следующие мышцы:

1) в грудино-коракоидном суставе: верхний подниматель лопатки и передняя зубчатая мышца шеи, зубчатая мышца груди, трапециевидная мышца;

2) в плечевом суставе: грудная мышца, надкоракоидная мышца, ключичная порция дельтовидной мышцы;

3) в локтевом суставе: длинный супинатор и лучевой разгибатель предплечья;

4) двуглавая мышца как двухсуставная выполняет разнонаправленные работы в локтевом и плечевом суставах.

Суммарная работа, совершаемая мышцами передней конечности, составляет примерно 0.19 Дж против 0.24 Дж в случае отсутствия описанного выше эффекта, при этом выигрыш в работе мышц — 0.05 Дж; отсюда можно заключить, что аллигатор экономит почти 20% энергии за счёт указанного эффекта.

Работа поддержана грантом РФФИ 15-04-05049 А.

МУСКУЛАТУРА МУЖСКИХ КОПУЛЯТИВНЫХ ОРГАНОВ *HYGROPHILA* (GASTROPODA: PULMONATA): СРАВНИ- ТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

А. А. ПЕТРОВ¹, Е. В. СОЛДАТЕНКО²

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: anatoly.petrov@zin.ru (А. А. Петров)

² Смоленский государственный университет, Смоленск, Россия; email: sold.zoo@mail.ru (Е. В. Солдатенко)

Признаки мужского копулятивного аппарата играют значительную роль в систематике пресноводных легочных моллюсков (*Hygrophila*) и поэтому данные о мускулатуре копулятивных органов, полученные при конфокальном исследовании окрашенных фаллоидином препаратов,

могут послужить источником важной для этой группы гастропод таксономической информации. В настоящем сообщении приводятся новые данные и обобщаются результаты предыдущих работ авторов по конфокальной микроскопии мускулатуры penisов, мешков penisов, а также вспомогательных копулятивных органов у 14 видов *Hygrophila*.

Наибольший интерес для систематики *Hygrophila* представляет пениальная мускулатура. У большинства исследованных представителей сем. *Planorbidae sensu stricto* мускулатура пениса включает наружный и внутренний продольные слои и промежуточный слой, состоящий у одних представителей семейства из кольцевых, а у других – из коротких радиальных мышц. Вероятно, два варианта организации мускулатуры пениса соответствуют сестринским группам в пределах семейства, произошедшим от предка, имевшего в промежуточном слое как радиальные, так и кольцевые мышцы (такая плезиоморфная организация, судя по всему, сохраняется у *Planorbella (Seminolina) duryi* (Wetherby, 1879)). У представителей сем. *Physidae* и *Ancyliidae* последовательность слоев обратная по сравнению с планорбидами: наружный и внутренний слои – кольцевые, тогда как промежуточный слой состоит из продольных или радиальных мышц, что указывает на возможную инверсию слоев в одной из эволюционных линий *Hygrophila*.

Работа выполнена при участии ЗИН РАН (№ госрегистрации 01201351194) и поддержана грантом РФФИ 15-04-05278а. Конфокальная микроскопия проводилась на базе ЦКП «Таксон».

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПОЛОСТИ ТЕЛА У СПОРОЦИСТ И РЕДИЙ ТРЕМАТОД

И. М. Подвязная

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: Irina.Podvyaznaya@zin.ru

Плоские черви в целом являются паренхиматозными животными. Первичная полость тела имеется лишь у некоторых *Neodermata* на отдельных стадиях их жизненного цикла. В частности, шизоцель характерен для спороцист и редий трематод; он выполняет у них функцию выводковой камеры, в которой эмбрионы дочернего поколения завершают развитие внутри материнского организма. Принято считать, что первичная полость тела не имеет эпителиальной выстилки и образует в результате расхождения и частичной дегенерации

мезодермальных клеток. Именно такую полость тела мы наблюдали у редий ехиностоматид и нотокотилид. Их шизоцель отделен от стенки тела и кишечника лишь отростками паренхимных клеток. У эхиностоматид полость тела развивается в молодых редиях, едва приступивших к репродукции. Клетки, расположенные вблизи их герминальной массы и отделившихся от нее первых эмбрионов, вначале становятся рыхло упакованными, а затем распределяются тонким слоем под покровами, оставляя в центре тела редии полое пространство. У нотокотилид полость тела появляется в зрелых редиях на месте резорбирующейся герминальной массы. В этом случае дегенерация клеток является основным механизмом формирования полости.

Иной вариант организации первичной полости тела, выходящий за рамки существующих представлений, был обнаружен нами у партенит буцефалид и гемиурид. Их шизоцель имеет отчетливо выраженную выстилку, состоящую из эпителиоподобных клеток, у некоторых видов образующих синцитий. У гемиуридных партенит люминальная поверхность этих клеток несет пластинчатые выросты; у буцефалидных спороцист наружная поверхность выстилки шизоцеля окружена хорошо выраженной пограничной пластинкой. Развитие полости тела, имеющей собственную выстилку, было прослежено нами у гемиуридных редий. Оказалось, что она формируется у эмбриональных редий внутри зачатка герминальной массы, а выстилающие ее клетки являются производными структурной ткани герминальной массы.

Работа поддержана грантом РФФИ № 16-04-00753 и бюджетным проектом НИОКР № 01201351191.

РОЛЬ ПОВТОРОВ ДНК В ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

О. И. ПОДГОРНАЯ

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Дальневосточный федеральный университет, шк. Биомедицины, Владивосток, Россия

Прошло более 10 лет с момента публикации Генома человека и Генома мыши. Основную массу генома составляют огромные количества повторяющейся ДНК. Диспергированные повторы (transposable elements; TE) занимают до 50% геномов эукариот, однако степень их изученности невелика. Положение TE в геномах человека и мыши фиксировано и сходно. Alu-элементы (SINE) расположены в основном в богатых генами

районах, тогда как LINEs тяготеют к факультативному гетерохроматину.

Человек, по сравнению с мышью, обнаруживает более высокий уровень экспрессии тканеспецифичных генов по отношению к генам «домашнего хозяйства» во всех исследованных тканях, что говорит о более высоком эволюционном уровне клеточной дифференцировки (специализации).

При разделении грызунов и приматов произошла замена SINE'ов на Alu, что, очевидно, коррелирует с увеличением уровня транскрипции в активном ландшафте генома. Такая замена могла произойти в геномах всех особей одного помета, что подтверждается экспериментами на мышах и кроликах. Таким образом, трансген (измененный потомок) никогда не будет одинок, он может найти себе измененную пару в том же помете. Посредством рекомбинации возможна замена всех элементов генома. Вместо изменения генов меняется хроматиновый ландшафт, что и приводит к интенсификации транскрипции и дает эволюционное преимущество вновь возникшему виду.

Предложенная схема убирает два из противоречий Синтетической теории эволюции: (1) не генные мутации необходимы для прогрессивной эволюции, но замена повторяющихся элементов; (2) древние млекопитающие имели в помете несколько измененных потомков, если не всех, тогда близкородственное скрещивание оказывалось возможным для измененных особей.

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИКРЕПИТЕЛЬНОГО ОРГАНА БАЗАЛЬНЫХ ПОЛИОПИСТОКОТИЛИДНЫХ МОНОГЕНЕЙ ОТРЯДОВ CHIMAERICOLIDAE И HEXAVOTHRIPIDAE, ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНИИ

Л. Г. Поддубная

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

Исследованы прикрепительные органы у химероколидной моногены *Chimaericola leptogaster*, паразита жабр цельноголовых рыб *Chimaera monstrosa* и двух гексаботриидных видов, *Callorhynchocotyle callorhynchi* с жабр цельноголовых рыб *Callorhynchus capensis* и *Rajonchocotyle emarginata*, паразита жабр скатов *Amblyraja radiata*. Выявлены различия в морфологии и локализации склеритного вооружения прикрепительных дисков клапанов химероколид и присосок гексаботриид. Парные латеральные скобки в каждом из восьми клапанов *C. leptogaster* погружены вглубь

мышечных валиков стенок клапанов и являются производными базальной пластинки мышечных валиков. Гетерогенная по составу, срединная скобка клапанов *C. leptogaster* проходит через мышечные валики, но отграничена от таковых базальной пластинкой. Выявлено шесть шипов, направленных в просвет клапана, которые являются производными базальной пластинки мышечных валиков. Каждая из шести присосок прикрепительного диска гексаботриидных моногений вооружена длинным склеритным образованием, дистальный отдел которого преобразован в крючок. Тело склерита состоит из трех гетерогенных слоев, погружено в ткани присоски и окружено собственной мышечной обкладкой. Склеритный крючок состоит из гомогенного слоя и обрамляющего его плотного слоя. Прикрепительный диск *R. emarginata* снабжен специализированными одноклеточными железами. Аппендикс гексаботриидей вооружен двумя терминальными присосками с двумя крючками между ними. Дополнительно, у *C. callorhynchi* полость каждой присоски прикрепительного диска равномерно покрыта прямыми и одновершинными шипами, идентичными по ультраструктурным признакам шипам трематод. Выявленные ультраструктурные различия в морфологии прикрепительных дисков химероколидных и гексаботриидных моногений могут свидетельствовать в поддержку мнения о независимом эволюционном становлении каждой из указанных групп моногений в хозяевах, с которыми они эволюционно сопряжены.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-02890).

РОД MICROARCHICOTYLUS – НОВЫЙ РОД ПЛАНАРИЙ (PLATHELMINTHES, TRICLADIDA) ОЗЕРА БАЙКАЛ

А. Г. ПОРФИРЬЕВ

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: andpor@rambler.ru

Эндемичная байкальская фауна планарий широко распространена в озере Байкал и является одним из ярких компонентов его животного мира. Несмотря на многочисленные исследования в 20 веке (Забусов, 1911; Коротнев, 1912; Рубцов, 1928; Ливанов, 1961; Порфирьева, 1977), в настоящий момент продолжают работы по изучению фауны планарий Байкала. За последние годы нами проведена ревизия нескольких групп триклад Байкала. В частности нами была обнаружена планария

Vermipharyngiella unica (Порфирьев, Тимошкин, 2013) обладающая необычным строением внутренней стенки глотки, нехарактерным для представителей семейства Dendrocoelidae, к которому относятся все триклады, обитающие в Байкале.

В 2015 году нами было осуществлено выделение из эндемичного рода *Archicotylus* Korotneff, 1912 группы карликовых байкальских планарий *Microarchicotylus* Timoshkin et Porfiriev gen. n., 2015 (Порфирьев, Тимошкин, 2015). В состав нового рода *Microarchicotylus* мы включили три вида на основании их внешнего облика, строения глотки и полового аппарата: *Microarchicotylus stringulatus* (Korotneff, 1912), *Microarchicotylus elegans* (Porfiriev et Timoshkin, 2009), *Microarchicotylus ochroleucus* (Timoshkin et Porfiriev, 2015).

Планарии *Microarchicotylus* – это карликовые формы, они обладают маленькими размерами (5-6 мм). Главная черта внешнего вида планарий нового рода состоит в наличии белого поперечного «ошейника», расположенного позади переднего конца тела и пары глаз. Окраска планарий *Microarchicotylus* варьирует от темно-коричневого цвета до охряного. Иногда в окраске спинной стороны планарий характерны белые поперечные штрихи.

Глотка планарий *Microarchicotylus* небольшая, коротко-цилиндрической формы. Половой аппарат компактно расположен позади глотки, одна из важных характеристик его строения – это асимметричность расположения его частей относительно центральной сагиттальной плоскости тела и расположенного по центру полового отверстия.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ДВУХ ТИПОВ МЕТАЦЕСТОД ОТРЯДА СУСЛОРНУЛЛИДЕА

Н. А. ПОСПЕХОВА

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия; email: posna@ibpn.ru

Многие систематические и эволюционные построения в пределах Eucestoda базируются, или включают в себя морфологические признаки метациестод (Voge, 1967; Freeman, 1973; Jarecka, 1975; Краснощевков, 1980; Hoberg et al., 1997, 1999; Chervy, 2002), причём большинство авторов отмечает недостаток сравнительного материала.

Объединение разных типов метациестод в группы по морфологическим признакам является одной из подготовительных стадий к созданию

более полной картины филогенетических взаимоотношений внутри *Cycllophyllidea* (Краснощекоев, 1980). Этот автор объединяет два типа метацестод по признаку отделения гомолога хвостового придатка от цисты до окончания лярвогенеза. Первый тип – моноцерк, характерный для представителей семейства *Dilepididae* (Gabrion, 1975; Краснощекоев, Томиловская, 1978), второй (род *Tatria* семейства *Amabiliidae* (Rees, 1973)) впоследствии был отнесён к типу аскоцерк (Гуляев, 1989).

Дальнейшее изучение аскоцерков позволило выявить как сходство, так и различие между двумя типами. Так, отделение гомолога хвостового придатка от зачатка эндоцисты у моноцерков происходит на стадии метамеры, а у аскоцерка – на стадии раннего сколексогенеза (Rees, 1973; Краснощекоев, Томиловская, 1978; Регель, Поспехова, 2012, 2014). Гомолог хвостового придатка у аскоцерков формирует замкнутую оболочку, а у моноцерков он распадается на фолликулы, окружённые неклеточной экзоцистой. Общим свойством гомологов хвостового придатка является секреция материала в полость экзоцисты, имеющей, однако, разную природу (Rees, 1973; Краснощекоев, Томиловская, 1978; Регель, Поспехова, 2012, 2014; Pospekhova, Regel, 2015).

Ультраструктурные исследования аскоцерков выявили наличие тонкого поверхностного слоя, ограничивающего метацестоду, причём толщина и структура этого слоя меняются на протяжении лярвогенеза (Pospekhova, Regel, 2015). Учитывая широкую распространённость неклеточных наружных оболочек среди метацестод циклофиллидеев, мы не исключаем, что поверхностный слой аскоцерков может быть родственным по природе и функции образованию.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА СЛУХОВОЙ КАПСУЛЫ БЕЛИЧЬИХ (*SCIURIDAE*, *RODENTIA*)

Е. Г. ПОТАПОВА

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
email: lena-potapova@yandex.ru

Слуховая капсула – сложная морфофункциональная система, обеспечивающая акустическую специализацию. Ее адаптивные преобразования связаны с изменениями размеров слуховых косточек, площади перепонки и объема барабанной полости. Конструктивные особенности капсулы (строение и взаимоотношения ее элементов, характер внутренней структурированности барабанной полости и др.),

в большей степени обусловлены историей развития группы. Именно поэтому данные по строению слуховой капсулы широко используется в целях филогенетики и систематики. Важное условие — изучение системы как целостного объекта. Для беличьих (*Sciuridae*) такой анализ проведен впервые. Слуховая капсула изучена у 26 видов 14 родов. Выявлена специфика и пути ее эволюционных преобразований.

План строения слуховой капсулы беличьих существенно отличается от такового других групп грызунов. Определенное сходство базовых характеристик прослеживается только с соневыми (*Gliroidea*). Конструкция капсулы усложнена. Ее отделы хорошо развиты, плотно смыкаются и даже частично срастаются друг с другом. Ее характерные черты — округлая форма и крупные размеры барабанов, полость которых разделена на сектора широкими костными септами. Специфическая особенность группы — наличие костной связи барабанной стенки с куполом улитки. Наружный слуховой проход не образует трубки, барабанное кольцо закреплено на наружной стенке, что определяет взаимозависимость изменения размеров барабанной перепонки и объема полости барабана. Увеличение барабанной полости происходит за счет специфического для беличьих вздутия эпитимпанального и мастоидного отделов. Оно сопровождается образованием дополнительных карманов в предматальной области и проникновением полости в мастоид спереди. По сравнению с другими группами грызунов строение слуховой капсулы у беличьих более единообразно. Основные направления ее преобразований внутри группы связаны с различиями в интенсивности ее пневматизации.

В разных системах грызунов (типологических, эволюционных, филогенетических), построенных по морфологическим данным, *Sciuridae* относили к подотряду *Sciuromorpha*, наряду с семейством *Aplodontidae* и с надсемействами бобровых (*Castoroidea*) и гоферобразных (*Geomyoidea*). Молекулярно-генетические исследования существенно изменили представления о филогенетических и таксономических связях этой группы. *Castoroidea* и *Geomyoidea* не попали в так называемую кладу грызунов, «родственных беличьим», и как независимые филетические линии были выделены в отдельные инфраотряды. В названную кладу вошли только *Sciuridae* и *Aplodontidae* из *Sciuromorpha*, а также соневые (*Gliroidea*), которых традиционно относили к подотряду *Muomorpha*.

Филогенетическая близость соневых к сциуроморфному стволу грызунов, находила подтверждение и на морфологическом материале. Данные по строению слуховой капсулы также поддерживают эту точку зрения. Принадлежность *Gliroidea* к подотряду *Muomorpha* основана на ошибочной идентификации их зиго-массетерной структуры как миоморфной и аблютизации типологического критерия при оценке

филогенетических связей.

Принципиальные различия в строении слуховой капсулы (включая ее базовые характеристики) у *Geomyoidea* и у *Sciuridae* свидетельствуют об отсутствии близкого родства этих групп. Высокая степень адаптивной специализации этой системы у *Aplodontidae* и *Castoroidea*, направленной иначе, чем у беличьих, даже при наличии некоторого «базового» сходства не позволяет обсуждать вопрос о филогенетических взаимоотношениях этих групп.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-04-00294.

ВЛИЯНИЕ ГОРМОНОВ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПИГМЕНТНОГО РИСУНКА В ОНТО- ГЕНЕЗЕ АМЕРИКАНСКИХ ЦИХЛИД (АСТИНОПТЕРЫГИИ: PERCIFORMES: CICHLIDAE)

Д. В. Праздников¹, Ф. Н. Шкиль^{1, 2}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия; email: pdvfish3409@rambler.ru (Д. В. Праздников)

² Институт биологии развития РАН, Москва, Россия; email: fedorshkil@gmail.com (Ф. Н. Шкиль)

В последние годы пигментный рисунок (ПР), демонстрирующий огромное разнообразие и играющий важную роль в жизнедеятельности и эволюции позвоночных, стал одной из наиболее изучаемых эволюционной биологией развития (EvoDevo) морфологических черт. Однако многие вопросы остаются нерешенными. В том числе, роль эндокринных факторов в регуляции онтогенеза и эволюции ПР.

В связи с этим нами было проведено экспериментальное исследование роли тиреоидных гормонов (ТГ) в онтогенезе ПР цихлид, *Amatitlania nigrofasciata* и *Andinoacara rivulatus*, состоящего из разных типов пигментных клеток – хроматофоров. Сравнительно-морфологический анализ онтогенетических серий рыб, выращенных в различных гормональных режимах: контроль, гипер- и гипотиреоидизм, показал, что в условиях гипертиреоидизма происходит преждевременная смена личиночных элементов ПР взрослыми элементами окраски. При этом меняется соотношение клеточных популяций хроматофоров разного типа, увеличивается количество ксантофоров и иридофоров. У гипотиреоидных цихлид происходят нарушения в формировании ПР, связанные с дифференцировкой и миграцией меланофоров личиночного

и взрослого типа, что приводит к формированию нехарактерной для данного вида окраски. Полученные в результате эксперимента состояния ПР являются фенотипами признаков окраски других родственных видов американских цихлид.

Учитывая, что ТГ являются регуляторами транскрипции генов, мы можем предположить, что изменения сроков и активности транскрипции в онтогенезе, вызванные изменениями уровня ТГ, приводят к изменениям темпов онтогенетических событий и сроков дифференциации разных типов пигментных клеток. Кроме того, полученные экспериментальные данные указывают на участие ТГ в обеспечении тканевого гомеостаза и регуляции физиологического состояния личиночных меланофоров.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА УНИКАЛЬНОЙ ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ КНИДАРИИ *POLYPODIUM HYDRIFORME*

О. И. РАЙКОВА^{1,2}, Е. В. РАЙКОВА³

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; olga.raikova@zin.ru (О. И. Райкова)

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; [email: oraikova@gmail.com](mailto:oraikova@gmail.com) (О. И. Райкова)

³ Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия; ekaterina.raikova@gmail.com (Е. В. Райкова)

Polypodium hydriforme — единственный вид нового класса книдарий Polypodiozoa, который (вместе с Muxozoa) составляет сестринскую группу Medusozoa. Эта книдария адаптирована к паразитизму внутри ооцитов осетровых рыб. Свободноживущая стадия *P. hydriforme* обитает на дне рек; ходит на локомоторных щупальцах и использует сенсорные щупальца для захвата пищи и поднесения ее ко рту. Нервная система свободноживущих *P. hydriforme* изучена с помощью конфокальной микроскопии и иммуногистохимии с использованием антител к FMRF-амиду и альфа-тубулину в сочетании с окрашиванием F-актиновых волокон фаллоидином. Были выделены сенсорная FMRF-амид иммунореактивная (ИР) и альфа-тубулин-ИР нервные сети. FMRF-амид ИР нервная сеть подстилает эпидермис щупалец и области вокруг рта; она состоит из нейритов, принадлежащих эпидермальным сенсорным клеткам и базиэпидермальным ганглиозным клеткам, и связана с книдоцитами. Залегающая глубже тубулин-ИР нервная сеть обнаруживается только в щупальцах и выглядит как цепочки бусин различного размера, пересекающих мезоглею и обвивающих мышцы. Окрашивание

анти-тубулином также выявляет микротрубочки в мускульных клетках, которые следуют параллельно продольным мышечным волокнам или тонким кольцевым волокнам F-актина в щупальцах. Книдоциты в щупальцах встроены в правильную гексагональную сеть не нервной природы, образованную тубулин-ИР цитоскелетом клеток эпидермиса. Книдоцилы книдоцитов, расположенных вокруг рта и на локомоторных щупальцах, идентичны, но таковые сенсорных щупалец отличаются по длине и диаметру. Обсуждается возможная гомология тубулин-ИР сети с моторными сетями книдарий. Отсутствие классического нервного кольца вокруг рта и специализированных органов чувств по-видимому являются плезиоморфными признаками.

Работа выполнена в РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ и «Таксон» ЗИН РАН и поддержана бюджетными темами ЗИН РАН № 0120135194, ЦИН РАН № 01201351105 и грантом РФФИ 15-29-02650офи_м.

ИССЛЕДОВАНИЯ МЫШЦ ВАЖНЕЙШИХ ОРГАНОВ НЕМАТОД С ПОМОЩЬЮ КОНФОКАЛЬНОГО МИКРОСКОПА

А. Ю. РЫСС, А. А. ПЕТРОВ

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: nema@zin.ru (А. Ю. Рысс)

Понять эволюционные преобразования важных для классификации нематод органов с управляющими ими мышцами помогает метод конфокальной микроскопии с окрашиванием фаллоидином. Исследованы мышцы стомы, глотки и копулятивных аппаратов фитопаразита *Bursaphelenchus mucronatus* и бактериотрофа *Chiloplacus* sp. (Nematoda: Rhabditida). Исследование проводилось на микроскопе Leica TCS SP5, ЦКП «Таксон».

Мышцы головы сочетают 6-лучевую симметрию (губы и сенсиллы) с билатеральными амфидами. Мышцы тела образуют 4 сектора с парами-антагонистами, расположенными с противоположных сторон каждой из 2 латеральных хорд, обеспечивающих дорсо-вентральную ундуляцию.

Глотки обоих видов – модификации исходной для Secernentea двух-бульбусной глотки. У бактериотрофа редуцирован бульбус метакорпуса; у фитопаразита посткорпус редуцирован, но его железы гипертрофированы и в виде дорсальной лопасти свисают на кишечник. В обеих модификациях глотки бульбус – с 2 слоями мышц, внутренний

слой управляет раскрытием 3-створчатого клапана, а наружный — растяжением бульбуса. Антагонистом мышц глотки служит тургор полости тела.

Форма вульвы самок различна: кольцо у хилоплакусов и поперечная щель с аркой-щитком у бурсафеленхов. Бурса самцов у *Chilopacus* в форме боковых складок кутикулы, у бурсафеленхов — в форме терминального адгезивного листка. Наличие рулька и боковых крыльев бурсы (*Chiloplacus*) отражают первоначальный для Secernentea способ удержания самки самцом. У *Bursaphelenchus* удерживающая партнёра функция частично перенесена на копулятивный аппарат самки: сформировались утолщенная задняя губа вульвы и арочный вульварный щиток передней губы, а у самца рулѣк слился со спиколой.

Для нематод характерен антагонизм мышц и тургора полости тела или пружинистых структур.

Благодарности: грант РНФ 14-14-00621 (первый автор, эволюция нематод); тема ЗИН РАН № 01201351194 (второй автор, 3D исследования мышц).

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КОМПЬЮТЕРНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ТРЕХМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ

Г. А. САВОСТЬЯНОВ

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

Существующие представления о строении биологических тканей являются плоскостными, трехмерная же их организация остается неизвестной. Причина этого состоит в том, что существующая эмпирическая методика реконструкции трехмерной структуры тканей по серийным срезам остается сложной, трудоемкой и обладает низкой разрешающей способностью. Использование компьютерных моделей пространственной организации тканей могло бы повысить результативность изучения их трехмерной структуры. Однако современная математическая теория строения биологических тканей (Смолянинов 1980, Маресин 1990) развита недостаточно и не предлагает необходимого набора топологических и геометрических моделей клеточных пластов.

Для преодоления указанных затруднений была разработана новая теория для построения семейства двух- и трехмерных тканевых моделей

(Савостьянов, 2005). В ее основе лежат две идеи: 1) представление об элементарных единицах многоклеточности — гистионах как морфо-функциональных единицах тканей и 2) представление о тканях как регулярных клеточных сетях, возникающих в результате полимеризации гистионов. Компьютерная реализация моделей клеточных сетей с помощью специальных программ Гистоарх и Гисторед дает возможность визуализировать форму клеток и их взаимосвязи, а также позволяет получать сечения моделей в любых направлениях. Построенные модели и их сечения позволяют реализовать новый подход к изучению пространственной организации реальных эпителиев. Его суть сводится к сравнению физических или оптических тканевых срезов с сечениями моделей и выбору той из них, которая совпадает с реальностью.

С помощью этого подхода была проведена реконструкция трехмерного строения клеточных сетей ряда покровных и сенсорных эпителиев (Савостьянов, 2005, 2012). С помощью моделей удалось подтвердить наличие у тканей таких новых свойств, как трансляционная симметрия и стехиометрия состава. В итоге показано, что новый подход радикально повышает разрешающую способность и результативность методики изучения пространственной организации эпителиев и может использоваться при изучении трехмерной структуры тканей различных животных.

АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ТУНИКИ АСЦИДИИ *HALOCYNTHIA AURANTIUM* ПОСЛЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ ПРОТОЧНОЙ ЦИТОМЕТРИИ И ИММУНОГИСТОХИМИИ

Е. В. САВОЧКИНА

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: lizka102@mail.ru

Опыт с нанесением разреза в стенке тела *Halocynthia aurantium* (Pallas, 1787) позволяет изучить защитные реакции, осуществляемые различными формами врожденного иммунитета, и процесс регенерации у этого низшего позвоночного. При повреждении туники уже через несколько часов наблюдается активная инфильтрация матрикса туники гемоцитами, при этом меняется количество гемоцитов разных популяций в циркулирующей жидкости асцидии. Целью работы стало описание динамики регенерационного процесса с учетом роли в нем основных популяций гемоцитов, а также оценка пролиферативной

активности клеток в очаге повреждения.

В данном исследовании с использованием гистологических методов и метода проточной цитометрии рассмотрен процесс регенерации стенки тела асцидии. Описана морфологическая картина этого процесса, включающая динамику появления различных популяций гемоцитов в раневой области туники с первых по восьмые сутки после повреждения. Среди основных типов гемоцитов у *Halocynthia aurantium* выделяют морулярные клетки, перстневидные клетки, гранулоциты, фагоциты и гемобласты. В ответные реакции на повреждение, попадание инородного тела внутрь организма, аллораспознавание вовлекаются в большом количестве морулярные клетки и гемобласты. Морулярные клетки – главные участники реакций цитотоксичности и фенольного задубливания; гемобласты – клетки с большим ядерно-цитоплазматическим соотношением, роль которых заключается в образовании новых клеток крови. Установлено, что через 24 часа после ранения количество гемобластов в поврежденном участке туники увеличивается в 4 раза по сравнению с интактным животным. Максимум миграции приходится на 1-3 сутки, затем количество гемобластов в раневой области снижается. Возможно эти клетки гибнут в области повреждения или являются предшественниками других гемоцитов, участвующих в репарации. Максимум миграции в очаг повреждения морулярных клеток приходится на 3-4 сутки. Такие сроки согласуются с данными проточной цитометрии по процентному соотношению разных популяций гемоцитов в том же временном интервале.

СРАВНЕНИЕ ТОПОГРАФИИ ВОСХОДЯЩИХ И НИСХОДЯЩИХ НЕЙРОНОВ МОЗГА У ДРЕВНЕ- И НОВОКРЫТЫХ НАСЕКОМЫХ

И. Ю. СЕВЕРИНА, И. Л. ИСАВНИНА, А. Н. КНЯЗЕВ

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: severinaira@mail.ru (И. Ю. Северина)

Сопоставлена топография восходящих (ВН) и нисходящих (НН) нейронов надглоточного и торакальных ганглиев нервной системы *Pterygota* – *Aeschna grandis* (L.) и *Periplaneta americana* (L.). Эти виды имеют разный эволюционный возраст, занимают разное систематическое положение и разные экологические ниши, ведут разный образ жизни, характеризуются разным поведением и, соответственно, имеют разный уровень развития локомоторной системы.

Тела и отростки НН и ВН окрашивали NiCl_2 , а их топографию изучали на тотальных препаратах ганглиев. В отличие от тараканов в протоцеребруме стрекоз выявлены НН, направляющие отростки к глазкам. Обнаружено, что для отростков НН стрекоз характерен такой тип ветвления в торакальных ганглиях, при котором их коллатерали направляются как ипси-, так и контралатерально. У тараканов коллатерали отростков НН расположены ипсилатерально. Тела ВН в мезо- и метаторакальных ганглиях стрекоз располагаются как ипси-, так и контралатерально по отношению к восходящему отростку, в то время как у тараканов тела ВН в тех же ганглиях локализуются преимущественно контралатерально. Полученные данные показывают существенные различия в распределении НН и ВН у насекомых, отличающихся характером локомоции, что, по-видимому, отражает различную степень контроля надглоточного ганглия за работой сегментарных центров. По-видимому, это не связано ни с эволюционным возрастом насекомых, ни с древностью происхождения, ни с систематическим положением. Вероятно, разная степень контроля локомоции зависит от её формы. У стрекоз (Palaeoptera) — это ловля добычи в полете, а у тараканов (Neoptera) — маневренное передвижение по твердому субстрату.

ДРЕВНИЕ «ХИМЕРЫ» НИЗШИХ МЕТАЗОА

Е. А. СЕРЕЖНИКОВА

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

«Эдиакарская фауна», или вендская биота — первая сложная, разнообразная и широко распространенная по миру жизнь (Glaessner, 1959; Seilacher, 1989; Fedonkin et al., 2007). Филогения ее представителей очень важна при реконструкции происхождения и ранней эволюции многоклеточных животных.

У эдиакарских форм непременно находится какой-то «изъян», который не дает относить их к нынешним типам: неочевидность способности фильтровать — у «губок», трехлучевая симметрия — у «кишечнополостных», метамерия со скользящим отражением — у «червей» и «артропод»...

Достоверно сопоставить ископаемое животное с современным можно, в основном лишь по скелету. Описание опорных образований у ряда докембрийских организмов (обзор Serezhnikova, 2014) расширило возможности их сравнительной морфологии. Отметим особенности

«перьев» (*Petalonamae*), характерных и наиболее проблематичных представителей вендских сообществ. 1) Организмы сидячие, состоят из перистой, с центральным стержнем, или кустистой верхней части, стебля и сложного прикрепительного диска; перо имеет модульное строение, модули в разных таксонах различны по форме и расположению, иногда фрактальны. 2) Разным частям свойственны радиальная симметрия, бирадиальная (диски) и симметрия скользящего отражения (перья). 3) Развиты скелетные элементы 2-х порядков: тонкие ажурные сетки и плотные тяжи, концентрические и радиальные (в стеблях и дисках). 4) Вещество скелета прочное и гибкое, возможно – минерализованное (судя по динамике обстановок обитания организмов и их посмертным деформациям). 5) Ячейки в сетках образуют продольные и поперечные ряды (размерность ячеек первые доли мм). 6) Скелет, вероятно, пористый. 7) Стебель у некоторых форм полый, иногда заполнен песком у основания. 8) Зоны роста расположены на апикальных участках пера; строение дисков зональное. 9) Предположительно, развито бесполое размножение.

Получается, что у «перьев» скомбинированы признаки губок и кишечнополостных. Такая мозаичность – свидетельство сложности плана строения древних форм – может быть выражением «исходного морфологического многообразия» (по: Мамкаев, 1968). Это позволяет считать *Petalonamae* ветвью низших *Metazoa*, маркирующей путь эволюции таксона ранга надтипа.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ МУЗЕЙ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ И РАЗВИТИЕ СИСТЕМАТИКИ: 300 ЛЕТ ПЕРЕМЕН

Н. В. СЛЕПКОВА

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: Nadezhda.Slepikova@zin.ru

Систематическая экспозиция Зоологического музея, как один из видов научной публикации, призвана отражать текущие представления о характере разнообразия животных. Показательная систематическая коллекция института формировалась 300 лет. Задача исследования – понять, как на ней отражалось изменение взглядов систематиков, и что нужно делать музейщику в связи с революционными изменениями в систематике нашего времени.

История экспозиции ознаменовалась несколькими крупными переменами в принципах расстановки её систематической части. В основе

первоначальной экспозиции (Musei Petropolitani ..., 1742) лежала система Аристотеля. Возвращение собрания в здание Кунсткамеры в 1766 г. ознаменовалось со временем расстановкой его по системе Линнея. С переездом коллекции в Музейный флигель Академии (1832–1896) собрание было поставлено по системе Кювье (Слепкова, 2016). Переезд музея в здание у Дворцового моста, начавшийся в 1896 г., ознаменовался последовательной постановкой коллекции от низших животных к высшим, что отразило влияние эволюционных идей. Следующая перестановка была инспирирована властями. К середине 1933 г. материалы «были расположены в эволюционном порядке», «для чего пришлось переместить заново весь колоссальный материал – десятки тысяч объектов». В послевоенный советский период таксономическая структура коллекции обрела современный вид.

С 60-х гг. XX в. подходы к классификации претерпели два революционных преобразования, связанных с работами Хеннига и появлением молекулярной систематики, развитие которой существенно видоизменяет систему. Если к концу советского периода таксономическая коллекция в целом соответствовала принятой в то время системе, то в настоящее время она выглядит устаревшей.

КОНФЛИКТ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА В СОВРЕМЕННОЙ ТАКСОНОМИИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Э. А. СНЕГИН

Национальный исследовательский университет «БелГУ», Белгород, Россия; email: snegin@bsu.edu.ru

С изобретением ПЦР и секвенирования в таксономию активно стал внедряться метод под названием ДНК-штрихкодирование видов, где в качестве факторов идентификаторов выступают уникальные видоспецифичные последовательности ядерной и митохондриальной ДНК.

У наземных моллюсков важными видовыми критериями служат параметры раковины, признаки тела (у слизней) и половой системы. Однако, из-за «перекрывающихся» рядов изменчивости не всегда удается определить видовую принадлежность. Проблема в том, что так называемые «ключевые» признаки, имея обоснованную эволюционную платформу, тем не менее, подвержены флуктуациям, которые таксономисты-типологи, из-за малого числа исследуемых особей, не оценивают. Однако многие

малакологии, переключившись на молекулярно-генетические «рельсы», и имея только базовые знания в области молекулярной биологии, часто воспринимают ДНК-технологии, как некий «ключ к истине», и их применение, из-за недооценки особенностей различных маркеров, зачастую выглядит некорректно. Например, часто необоснованно применение фрагментного анализа (*RAPD*, *ISSR*, *AFLP*) для таксономических целей, когда популяции одного вида дистанцируются друг от друга дальше, чем хорошие виды. С другой стороны, применение консервативных последовательностей я-ДНК или мт-ДНК для популяционного анализа приводит к результатам, когда особи из одной популяции оказываются в разных кластерах. Такие же ситуации возникают, когда молекулярные биологи, пытаются строить отвлеченные кладограммы без учета знаний о биологии вида (есть случаи, когда из-за несовершенства методик или ошибки при секвенировании, представители разных отрядов оказывались в одной компании).

Полагаем, что для решения проблемы необходим взвешенный комплексный подход, когда новые знания грамотно налагаются на старые отработанные методы. Морфологический подход очень удобен для первичного распознавания особей. Далее следует изучение различных сторон биологии и экологии вида, включая его функциональную нагрузку в экосистемах, после чего уже можно перейти к «тонкой дошлифовке» полученных результатов на основе обоснованного выбора молекулярно-генетических технологий.

ФУНКЦИИ СТИЛЕТОВ В МЕХАНИЗМАХ СПАРИВАНИЯ ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ (PULMONATA: HYGROPHILA)

Е. В. СОЛДАТЕНКО

Смоленский государственный университет, Смоленск, Россия; email: sold.zoo@mail.ru

Изучение морфологии и ультраструктуры копулятивных органов у пресноводных легочных моллюсков (*Hygrophila*) необходимо соотносить с функциональным предназначением самих органов, это позволяет понять и оценить разнообразие форм копулятивных аппаратов и прояснить филогенетические связи в пределах семейств этой группы. Исследование стилетов копулятивных аппаратов, проведенное в разные годы более чем у 40 видов этой группы (Hubendick, 1955, 1958; Brown & van Eeden, 1969; Gascoigne, 1974; Meier-Brook, 1983;

Brown, 2001; Soldatenko, 2009; Soldatenko & Shatrov, 2013 и др.), позволило разделить их на 4 типа (каркасный, пластинчатый, конусный, покровный). Виды, стилеты которых относятся к разным типам, имеют существенные различия в строении копулятивного аппарата (а, следовательно, и его терминальных отделов), что обуславливает различия в механизмах спаривания моллюсков.

Ранее наличие стилетов у моллюсков объясняли 3 причинами: передачей спермы, стимуляцией партнера (или сексуальными сигналами) или фиксацией партнеров в определенном положении (Gascoigne, 1974). Приоритет отдавали функции передачи спермы (Gascoigne, 1974; Meier-Brook, 1983).

Главной функцией каркасного стилета является, по-видимому, стимуляция партнера. Важнейшей функцией пластинчатого и конусного стилетов является удержание партнера, что подтверждается зависимостью между длиной стилета и шириной вагины, и лишь второй их функцией является стимуляция партнера. Стиллет, образованный покровными клетками, выполняет принципиально иную функцию – защиту терминального отдела органа при спаривании.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-04-05278а). Электронно-микроскопические исследования проводились на базе ЦКП «Таксон».

ЭРИТРОПОЭЗ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЦИРКУЛИРУЮЩИХ ЭРИТРОЦИТОВ МОРСКИХ РЫБ

А. А. Солдатов^{1,2}, Т. А. Кухарева¹, А. Ю. Андреева¹, И. А. Парфенова²

¹Институт морских биологических исследований РАН, Севастополь, Россия; email: alekssoldatov@yandex.ru (А. А. Солдатов)

²Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

Активная пролиферация и дифференцировка эритроидных элементов в кроветворной ткани костистых рыб (пронефрос, мезонефрос) происходит в постнерестовый период и наблюдается в течение 1.5-2.5 месяцев. Об этом свидетельствует значительное увеличение эритроидной популяции клеток в пронефросе и мезонефросе, рост индекса импульсного мечения клеток ³H-тимидином, повышение в периферическом русле числа созревающих эритроидных форм: базофильных (БН) и полихроматофильных (ПН) нормобластов. Отмечено, что в условиях активного эритропоэза в крови увеличивается

количество клеток с микроядерными включениями и подвергшихся процессам лизиса. При этом содержание других аномальных форм (дакриоциты, клетки с инвагинациями ядра) явно понижается.

Одновременно исследовали морфометрические характеристики созревающих эритроидных элементов (БН, ПН) и нормоцитов (зрелый эритроцит). Линейные размеры клеток крови оценивали по фотографиям в компьютерной программе ImageJ 1.44р. Определяли величину продольной и поперечной оси клетки и ядра. По соответствующим алгоритмам рассчитали: показатель формы (MS), объем (V_c), площадь (S_c), толщину (h) и удельную поверхность (SS_c) клеток и ядра, а также ядерно-плазматическое отношение (NCR). Основные изменения происходили на этапе: ПН → нормоциты. Они были направлены на совершенствование респираторных характеристик клеток. Помимо накопления гемоглобина в цитоплазме и подавления функциональной активности ядра отмечали значительный рост диффузионной поверхности форменных элементов. В сравнении с БН, S_c и SS_c нормоцитов увеличивались соответственно на 40 и 17%. При этом клетки приобретали форму эллипса.

СТРОЕНИЕ ПИГИДИАЛЬНОГО ОТДЕЛА ТЕЛА У ПОЛИХЕТ

В. В. СТАРУНОВ^{1,2}

¹ Санкт-Петербургский государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия

² Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: starunov@gmail.com

Тело кольчатых червей принято делить на простомиум (головную лопасть), ряд туловищных сегментов и пигидий (хвостовую или анальную лопасть). В отличие от подробно изученных туловищных сегментов и простомиума, пигидий остается одним из наименее исследованных отделов тела аннелид. С использованием методов конфокальной микроскопии, иммуногистохимии и реконструкций по сериям полутонких срезов исследовано строение пигидиального отдела тела у представителей ряда семейств полихет. Установлено, что пигидий полихет имеет гораздо более сложную организацию, чем предполагалось ранее. Он обладает сложной схемой иннервации, а также собственной мускулатурой. Несмотря на высокий уровень морфологического разнообразия удалось выделить основные черты, характерные для общей организации пигидия. Некоторые из этих черт напоминают строение туловищных сегментов, поднимая вопрос, является ли пигидий настоящим неметамерным отделом тела или же

представляет собой не более чем видоизмененный туловищный сегмент. Анализ организации иннервации и мускулатуры пигидиального отдела у различных семейств полихет позволил реконструировать гипотетический план строения пигидия у общего предка аннелид. Наиболее близкими к такому гипотетическому предку оказываются представители семейств Syllidae и Nereididae.

Работа выполнена при участии ЗИН РАН (№ государственной регистрации 01201351194) и поддержана грантами РФФИ №№ 16-34-60134 и 15-29-02650 офи_м, а также грантом СПбГУ 1.50.1619.2013. Работа выполнена на базе ресурсного центра «Таксон» ЗИН РАН, а также ресурсных центров «Хромас», «Развитие Молекулярных и Клеточных технологий» и «Культивирование микроорганизмов» Научного парка СПбГУ.

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ МОРУЛЯРНЫХ И ТЕСТАЛЬНЫХ КЛЕТОК БЕЛОМОРСКИХ АСЦИДИЙ

А. Ю. Столбовая¹, А. Е. Павлов², Н. Н. Павличенко², М. А. Даугавет³, Т. Г. Шапошникова¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: t.shaposhnikova@spbu.ru (Т. Г. Шапошникова)

² ГК Алкор Био, Санкт-Петербург, Россия; email: apavlov@alkorbio.ru (А. Е. Павлов), npavlichenko@alkorbio.ru (Н. Н. Павличенко)

³ Институт Цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия

Оболочники — многоклеточные животные с хорошо развитым внеклеточным матриксом, входящим в состав туники. В образовании туники у взрослых асцидий участвуют клетки покровного эпителия и один из типов клеток крови — морулярные. Предполагают, что у личинок асцидий в формировании туники принимают участие тестальные клетки — вспомогательные клетки, окружающие ооциты и эмбрионы асцидий.

В качестве основных модельных объектов выбраны представители оболочников асцидии *Styela rustica* и *Molgula citrina*.

В цитоплазме зрелой морулярной клетки обоих видов накапливается до 25-30 гранул диаметром 2-3 мкм. К электронно-плотному материалу центральной части гранулы примыкает более рыхлая периферия. В тестальных клетках асцидии *S. rustica* преобладают крупные гранулы с фибриллярным содержимым. Такие гранулы описаны и для других представителей рода *Styela*. Тестальные клетки *M. citrina* дифференцируются во время оогенеза и раннего эмбриогенеза.

Материал гранул тестальных клеток *M. citrina* выглядит достаточно плотным и гомогенным, отличаясь от содержимого гранул тестальных клеток *S. rustica*, и напоминает гомогенное электронно-плотное ядро сложных гранул морулярных клеток. Диаметр гранул достигает 2-4 мкм. Промежутки между гранулами заполнены расширенными цистернами шероховатого эндоплазматического ретикулума. После начала личиночного развития материал гранул тестальных клеток, по-видимому, подвергается переупаковке – в ранее гомогенном содержимом появляются просветы и более рыхлые участки. Видимые морфологические различия могут быть связаны с разными условиями развития личинок у этих двух видов асцидий.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ (гранты 12-04-01497а и 15-04-06008а). Исследования проведены с использованием оборудования ресурсного центра Научного парка СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий». Авторы выражают огромную признательность сотрудникам ББС ЗИН РАН «Картеш».

ЭПИТЕЛИАЛЬНО-МЫШЕЧНЫЕ КЛЕТКИ: РАСПОЛОЖЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ГРУПП НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

М. В. СТОЛЯРОВА

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

Методом электронной микроскопии исследованы кожный покров *Convoluta convoluta* (Acoela), кожный и кишечный эпителии *Amphiporus lactifloreus* (Nemertini), *Saccoglossus mereshkowskii* (Enteropneusta) и *Aidanosagitta macilenta* (Chaetognatha) и целомический эпителий *S. mereshkowskii* и *A. macilenta*.

Установлено, что исследованные тканевые системы (кроме кожного эпителия *A. macilenta*) состоят из двух основных типов клеток: мерцательных и железистых. Мерцательные клетки кожного покрова *C. convoluta* имеют сложную организацию: их апикальные части образуют пластинку, от которой отходят отростки, в центральном отростке находится ядро. В цитоплазме апикальной пластинки и отростков обнаруживаются пучки миофиламентов, что позволяет рассматривать эти клетки как эпителиально-мышечные. В цитоплазме центральных частей мерцательных клеток кожного эпителия *A. lactifloreus* выявлены

пучки миофиламентов; в мерцательных клетках кишечного эпителия имеются мощные мышечные пучки в базальной части цитоплазмы. По наличию миофиламентов эти клетки также можно отнести к эпителиально-мышечным. В мерцательных клетках кожного эпителия *S. mereschkowskii* обнаруживаются пучки миофиламентов в цитоплазме их апикальных частей; в цитоплазме мерцательных клеток кишечного эпителия имеются мышечные пучки в базальной части клеток. Эти клетки по строению тоже являются эпителиально-мышечными. В кожном эпителии *A. macilenta*, имеющем многослойное строение, и в кишечном эпителии эпителиально-мышечные клетки отсутствуют.

Клетки целомического эпителия *S. mereschkowskii* имеют реснички, содержат мышечные пучки, являются мерцательными эпителиально-мышечными. Клетки целомического эпителия *A. macilenta* содержат пучки миофиламентов, участвуют в образовании мышечных тяжей стенки тела, на некоторых участках могут иметь реснички, представляют собой эпителиально-мышечные элементы.

Таким образом, эпителиально-мышечные клетки у исследованных видов представлены обычно мерцательными клетками, участвуют в образовании «эпителиальной», соматической и висцеральной мускулатуры.

SIC TRANSIT GLORIA MUNDI. ЭПИСТОМЫ ПОКРЫТОРОТЫХ МШАНОК

Ю. Ю. ТАМБЕРГ

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: yutamberg@gmail.com

Эпистом – это небольшая складка, прикрывающая ротовое отверстие и помогающая в отведении воды и сортировке пищи у представителей «Lophophorata»: покрыторотых мшанок (Bryozoa), форонид (Phoronida) и брахиопод (Brachiopoda).

Эпистом начал свое триумфальное шествие по учебникам зоологии благодаря архицеломатной гипотезе, которая рассматривала его как предротовой отдел тела (просому) с собственным целомом, и как свидетельство родства лофофоратных групп между собой и со вторичноротым. Однако использование трансмиссионной микроскопии для изучения природы протоцеля поставило под вопрос универсальность строения эпистомов и их гомологию у лофофорат.

Мы изучили организацию и ультраструктуру эпистомов

покрыторотых мшанок *Cristatella mucedo*, *Plumatella fungosa* и *Fredericella sultana*. Покровный эпителий их эпистомов сложен полицилиарными клетками. Базальный комплекс ресничек включает одну кинетосому и три поперечно-исчерченных корешка.

Полость эпистома представляет собой настоящий целом, ограниченный слоем миоэпителиальных и целотелиальных клеток. Он обособлен от целома лофофора, продолжается в виде канала глубоко в тело животного, и открывается в туловищный целом (что согласуется с результатами Gruhl et al., 2009).

Устройство эпистома у других лофофорат сильно отличается. У форонид клетки покровного эпителия моноцилиарны, базальный аппарат сложнее и может включать дополнительную кинетосому. На оральной стороне эпистома есть железистые, а по краю – предположительно рецепторные клетки. У большинства брахиопод (Lüter, 2000) и некоторых форонид целом отсутствует. Эпистом заполнен внеклеточным матриксом (Bartolomaeus, 2001) или миоэпителиальными клетками (Gruhl et al., 2005). Однако описаны и настоящие целома. У *Phoronopsis harmeri* вторичная полость отделена от целома лофофора неполной перегородкой (Temereva, Malakhov 2011), а у брахиопод *Lingula anatina* этот компартмент полностью изолирован (Temereva et al., 2015).

Таким образом, строение эпистомов у лофофорат весьма разнообразно, что может свидетельствовать об их независимом происхождении, а их таксономическая роль не столь велика, как представлялось ранее.

ИННЕРВАЦИЯ ЛОФОФОРА ПОДТВЕРЖДАЕТ МОНОФИЛИЮ LOPHOPHORATA

Е. Н. ТЕМЕРЕВА

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

Lophophorata – это группа надтипового ранга, выделение которой было основано на наличии лофофора у представителей трех типов беспозвоночных животных: форонид, брахиопод и мшанок. Согласно классическому определению Гайман (Human, 1959) лофофор – это особый орган, представляющий собой разрастание мезосомы и несущий щупальца, окружающие рот, но никогда – анус. Это определение не позволяет включать в лофофорат внутрипорошечевых – Entoprocta (Carnptozoa), у которых щупальца окружают и рот, и анус. Монофилия лофофорат была подвергнута сомнению в результате работ

молекулярных филогенетиков, которые показали, что мшанки формируют отдельную кладу на филогенетическом древе Bilateria, тогда как форониды и брахиоподы – ближайшие друг другу родственники, составляющие кладу Brachiozoa. Эта точка зрения была оспорена после публикации результатов сиквенса полного митохондриального генома мшанок и нового филогенетического анализа (Jang, Hwang, 2009; Nesnidal et al., 2013). В настоящее время вопрос о монофилии лофофорат не может считаться окончательно решенным. Результаты морфологических исследований позволили выявить ряд сходных черт в организации нервной системы лофофора и щупалец у форонид, брахиопод и мшанок. В составе нервной системы лофофора можно выделить три главных скопления нервных клеток, которые могут представлять собой протяженные нервы, либо компактные нервные центры. Эти нервные центры располагаются сходным образом относительно щупалец и ротового отверстия. Иннервация щупалец осуществляется у всех лофофорат шестью продольными нервами, проходящими вдоль абфронтальной, латеро-фронтальных и фронтальной стороны каждого щупалец. Наличие гомологичных нервов в лофофоре и щупальцах у всех лофофорат позволяет утверждать гомологию лофофора и монофилию Lophophorata.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (14-04-00238, 15-34-20045) и Российского Научного Фонда (14-04-262, 14-50-00029).

ЛИЧИНОЧНОЕ ЖИВОРОЖДЕНИЕ - НОВЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ У ФОРОНИД

Е. Н. ТЕМЕРЕВА

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

Форониды – это отдельный тип исключительно морских беспозвоночных животных, для которых характерно 3 типа развития. Первый тип – голопелагическое развитие – полностью протекает в толще воды и характерно для крупных форонид, которые продуцируют несколько сотен мелких яиц диаметром 60-90 мкм. Компетентные личинки у форонид с голопелагическим развитием планктотрофные, прозрачные, имеют крупные размеры тела (более 1 мм) и большое число длинных щупалец. Второй тип – развитие с вынашиванием – характерен для небольших форонид, продуцирующих до сотни относительно крупных

яиц диаметром около 100 мкм. Яйца вынашиваются между щупальцами в лофофоральной вогнутости, где они склеиваются секретом нидаментальных желез и развиваются до стадии молодой личинки. Компетентные личинки у форонид с вынашиванием планктотрофные, непрозрачные, относительно мелкие (700-1000 мкм), с немногочисленными короткими щупальцами. Третий тип развития — лецитотрофия — характерен только для одного карликового вида, который продуцирует до 40 крупных яиц диаметром 125 мкм. Личинки у этого вида форонид лецитотрофные, ползающие, без щупалец. Впервые описан новый тип развития — личиночное живорождение, характерное для нового для науки вида форонид, обитающего в норах роющих креветок. Эта мелкая форонида, с длиной тела не более 15 мм продуцирует несколько сотен чрезвычайно мелких яиц диаметром 20-30 мкм. Вынашивание эмбрионов происходит в полости туловищного целома материнского организма. В ходе развития эмбрион получает питательные вещества из целомической жидкости матери и растет. Нерест происходит молодыми личинками с полностью дифференцированным сквозным кишечником, сложной нервной системой, развитыми парными протонефридиями и ресничными шнурами. Компетентная личинка этого вида планктотрофная, непрозрачная, с длиной тела не более 400 мкм и 8 короткими щупальцами. Сочетание чрезвычайной плодовитости и вынашивания позволяет увеличить долю личинок, успешно завершивших метаморфоз в норах роющих креветок.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (14-04-00238, 15-34-20045) и Российского Научного Фонда (14-04-262, 14-50-00029).

ФИЛОГЕНЕТИКА И СИСТЕМАТИКА БАЙКАЛЬСКИХ ГАРПАКТИЦИД (HARPACTICOIDA, COPEPODA, CRUSTACEA)

Е. Б. Фефилова, Е. С. Кочанова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия; email: fefilova@ib.komisc.ru (Е. Б. Фефилова)

Гарпактикоиды (Harpacticoida) — мейобентические ракообразные, один из отрядов веслоногих раков (Copepoda). В литорали морей разнообразие гарпактикоид исчисляется тысячами видов, во внутренних водоемах их фауна существенно обеднена. В оз. Байкал к настоящему времени установлено 108 видов Harpacticoida (30 из них нуждаются в описании), более восьмидесяти процентов которых

эндемичны. Эндемиками Байкала являются не только виды, но и подроды: *Canthocamptus* (*Baicalocamptus*), *Morarina* (*Baikalomoraria*). Численность гарпактицид в донных сообществах этого уникального озера может достигать существенных величин, в прибрежной зоне рачки доминируют по обилию среди мейофауны (Евстигеева, Окунева, 2001). Такое богатство в оз. Байкал представителей отряда, преобладание в разнообразии наиболее древних родов и морфотипов, наличие в его составе эндемиков и видов, широко распространенных в Палеарктике, Северной Америке и Юго-Восточной Азии позволяет говорить об озере и его водосборе как об одном из центров видообразования (Боруцкий, 1952). Материалом для настоящих исследований послужили пробы гарпактицид из глубоководной части оз. Байкал, любезно предоставленные в распоряжение авторов Т. Я. Ситниковой (Лимнологический институт общей и экспериментальной биологии СО РАН). В задачи изучения входило: 1. выявление структуры (зоогеографической, морфотипической) глубоководной фауны Harpacticoida озера в сравнении ее с фауной прибрежной зоны; 2. предварительная оценка возможных филогенетических отношений байкальских и широко распространенных видов и надвидовых таксонов (подродов) гарпактицид по структурам внешней морфологии; 3. определение перспектив филогенетического изучения Harpacticoida с применением молекулярно-генетических подходов.

Исследования поддержаны грантами РФФИ: 14-04-00932 и 16-34-00086 мол_а.

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ЛЕЙКОЦИТОВ МЕЗОНЕФРОСА ЛОСОСЕОБРАЗНЫХ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

Е. А. ФЛЁРОВА

Ярославская государственная сельскохозяйственная академия, Ярославль, Россия;
email: katarinum@mail.ru

Анализ данных по ультраструктуре лейкоцитов представителей сем. лососевые Salmonidae (балтийский лосось *Salmo salar* L., кумжа *Salmo trutta* L., радужная форель *Salmo gairdneri*); сем. сиговые Coregonidae (европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.)); сем. щуковые Esocidae (щука *Esox lucius* L.) показал, что у всех исследованных видов лимфоциты, макрофаги, плазматические клетки и эозинофилы имеют единый план строения с пресноводными карпообразными и окунеобразными

рыбами (Флёрова, 2012), основные отличия наблюдали в ультраструктуре специфических гранул нейтрофилов.

Особенностью в строении специфических гранул у видов отряда лососеобразные является наличие электронно-плотных тонких полос (фибрилл), расположенных вдоль гранулы. В цитоплазме нейтрофилов форели и ряпушки обнаружены гранулы с более светлой центральной частью и темными фибриллярными краями. В гранулах балтийского лосося и кумжи обнаружено два типа гранул. У первого типа гранул фибриллы равномерно распределены по всей длине, второй тип гранул характеризуется более светлой центральной частью и темными фибриллярными краями. У щуки специфические гранулы фибриллярной структуры, выявленные в определенной клетке, условно можно разделить на три группы. Для внутреннего строения гранул первой группы характерны равномерно распределенные, электронно-плотные фибриллы, расположенные вдоль гранулы. Ко второй группе отнесены органеллы с более светлой центральной частью и темными фибриллярными краями. К третьей группе – гранулы с фибриллами, расположенными ближе к центральной части органелл. Среднее значение длины гранул нейтрофилов лососеобразных рыб составляет 0,4 мкм, среднее количество гранул в клетке – 21 шт.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), грант № 16-04-00650 А «Морфофункциональная организация мезонефроса лососеобразных».

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕДИАТОРНЫХ СИСТЕМ В ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССАХ СТАНОВЛЕНИЯ ТОРМОЗНОЙ ГАБА-ЕРГИЧЕСКОЙ РЕЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЫ

Л. И. ХОЖАЙ

Институт физиологии им. П. П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: astarta0505@mail.ru

Одной из жизненно важных систем в организме является респираторная система, деятельность которой регулируется дыхательным центром, включающим более 10 нейральных ядер. Функции этих ядер обеспечиваются комплексом «классических» нейромедиаторов, включая ГАВА, серотонин, глицин, глутамат, пептиды, а также специфические рецепторы к ним. Одним из основных нейротрансмиттеров является тормозный – гамма-аминомасляная кислота

(GABA). Установлено, что у взрослых животных GABA-ергическая и серотонинергическая (5-НТ) системы оказывают влияние на многие популяции нейронов продолговатого мозга, регулируя общий нейротрансмиттерный гомеостаз в этой области. Показано, что не только GABA регулирует активность респираторных нейронов в ядре солитарного тракта (ЯСТ), но и непосредственно серотонин через проекции из каудальных 5-НТергических ядер шва с вовлечением рецепторного звена 5-НТ1А и 5-НТ1В. При этом крайне мало известно о влиянии серотонина на становление тормозной GABA-ергической сети и механизмах контроля трансмиссии GABA в респираторных ядрах в период раннего развития. В работе изучали динамику формирования тормозной GABA-ергической системы в респираторных субъядрах ЯСТ в раннем периоде развития в норме и при пренатальном дефиците серотонина. Показано, что созревание GABA – нейральных сетей (GABA, GABA-A α 1 и GABA-B1) происходит к концу 3-й постнатальной недели. Установлено, что дефицит серотонина в пренатальный период вызывает задержку или нарушение миграции предшественников GABA-ергических нейронов, а также задержку их дифференцировки и формирование сети терминалей и синаптических структур. Во время второй постнатальной недели, в отличие от контроля, обнаруживаются варикозные расширения отростков, свидетельствующих о незрелости аксонных терминалей. Эти изменения могут снижать экспрессию GABA и значительно нарушать его трансмиссию. Полученные данные дают основание предположить, что дисфункция серотонинергической системы в пренатальный период может быть причиной реорганизации GABA-ергической системы в дыхательных субъядрах ЯСТ в ранний постнатальный период.

ЕСТЬ ЛИ У ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ERIOPHYOIDEA) ЛАБИУМ?

Ф. Е. ЧЕТВЕРИКОВ

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: pchetverikov@zin.ru
Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;
email: f.chetverikov@spbu.ru*

Эриофиоидеи – микроскопические паразиты растений (150-250 мкм в длину). Они имеют червеобразное тело, покрытое кольцевыми складками, колюще-сосущий ротовой аппарат и только две пары ходильных

конечностей, чем резко отличаются от всех растениеобитающих клещей. Согласно Линдквисту (Lindquist 1996) эрифиоидеи – сестринский таксон Tydeoidea в составе когорты Eupodina отряда Trombidiformes. В последнее время появились данные, противоречащие данной гипотезе. 1. Так в ходе анализа укладки молекул tRNA у представителей Acariformes было показано, что принадлежность эрифиоидей к отряду Trombidiformes не подтверждается, а их положение в системе Acariformes нуждается в пересмотре (Xue et al., 2016). 2. В ходе изучения эмбрионального развития эрифиоидей было установлено, что в отличие от других тромбидиформных клещей для Eriophyoidea характерен атипичный паттерн дробления, унаследованный, по-видимому, от предковых форм Acariformes (Chetverikov, Desnitskiy, 2016). 3. Предварительные результаты молекулярно-филогенетического анализа говорят о родстве Eriophyoidea с Endeostigmata – базальной парафилетической группой Acariformes, не входящей в таксон Trombidiformes (Bolton et al. in prep.).

В ходе сравнительного анализа ротового аппарата эрифиоидей, проведенного на базе коллекции ЗИН РАН в Ресурсном центре микроскопии и микроанализа СПбГУ с применением конфокальной лазерной сканирующей микроскопии, была обнаружена новая структура (суборальная вилка), входящая в состав вентральной стенки колюще-сосущего хоботка. Гомология суборальной вилки неочевидна, однако, с учетом возможного родства с эндостигматами, можно предположить, что это лабиум. Лабиум обычно редуцирован у акариформных клещей, однако он присутствует у эндостигмат семейств Proterorhagidae и Alycidae. Ревизия гнатосомальных структур в базальных группах акариформных клещей и дальнейшие молекулярно-филогенетические исследования необходимы для проверки этой гипотезы. Исследование поддержано грантом РФФИ 14-14-00541.

МЕХАНИЗМ МГНОВЕННОЙ МОРФОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАКООБРАЗНЫХ

В. К. ЧУГУНОВ

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия; email: Vlad.Tchougounov@gmail.com

Полифенизм у артропод, как известно, вызывается в первую очередь изменением титров ювенильного гормона (ЮГ) и экдизона. Эволюционно первичная роль ЮГ – регуляция метаболизма и онтогенеза.

Увеличение титра ЮГ, например, в ответ на голодание замедляет метаболизм и в онтогенезе увеличивает число и густоту некоторых сериальных элементов (щетинок/зубчиков/сетул), возможно, через ИФР и *Sex combs reduced*. Для ветвистоусых ракообразных, как фильтраторов, эта двойная роль ЮГ оказывается вдвойне адаптивной: вначале снижается потребность в пище, а через несколько линек увеличивается эффективность фильтрации/питания.

Такая морфофункциональная связь может приводить к быстрой диверсификации популяций ракообразных и других Ecdysozoa при изменении ЮГ-каскада через изменения многих параметров жизненной стратегии и экологической ниши и, как следствие, переключение r/K-отбора.

ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ИННЕРВАЦИИ СЕРДЦА КРЫСЫ ПРИ СТАРЕНИИ С ПОМОЩЬЮ СОВРЕМЕННЫХ ИММУНОГИСТОХИМИЧЕСКИХ МЕТОДОВ

Е. И. ЧУМАСОВ, Е. С. ПЕТРОВА, Д. Э. КОРЖЕВСКИЙ

Институт экспериментальной медицины, Санкт-Петербург, Россия; email: iemtor-phol@yandex.ru

Цель работы – исследование нервных аппаратов сердца стареющих крыс с помощью иммуногистохимических маркеров. Работа выполнена на крысах Вистар в возрасте 18-19 мес (n=10). Материал фиксировали в растворе цинк-этанол-формальдегида. Иммуногистохимические реакции проводили на парафиновых срезах. Применяли следующие селективные нейрональные маркеры: белок PGP 9.5, интегральный белок мембран синаптофизин (Syn) и ферментный маркер – тирозингидроксилазу (ТН) для идентификации катехоламинергических структур. В сердце старых крыс выявлено три нервных сплетения. Первое, представленное нервными стволиками и пучками безмякотных и миелиновых волокон, в области эпикарда, второе трехмерное сплетение – в миокарде, третье – в эндокарде. В них находятся аксоны различной медиаторной природы. Установлено, что с возрастом (по сравнению с трехмесячными крысами) во всех изученных отделах сердца заметно снижается плотность нервных сплетений и изменяется нейромедиаторный статус. Выраженные изменения иннервации проявляются в миокарде желудочков правой и левой частей органа по сравнению с предсердиями. Заметно уменьшается количество ТН+

аксонов в нервных сплетениях миокарда левого ушка предсердия по сравнению с правой половиной органа. Таким образом, парасимпатические PGP 9.5+ нервные волокна преобладают над TH+ симпатическими. Обнаружены признаки нейродегенеративных процессов (периаксональная демиелинизация, гибель части нейронов, наличие воспалительных инфильтратов) в интрамуральном ганглии крысы, расположенном между аортой и местом впадением верхней полой вены. Несмотря на отсутствие в сердце крысы симпатических нейронов, в одном из ганглиев выявлены TH+ так называемые SIF-клетки, сходные с хромаффинными клетками мозгового вещества надпочечников. Отмечено наличие очаговой денервация клапанного аппарата аорты, миокардиальных волокон межпредсердной перегородки, сосочковых мышц, а также уменьшение Syn+ и TH+ терминальных нервных окончаний (эфферентных парасимпатических и симпатических) вокруг гладкомышечных стенок кровеносных сосудов.

МАЛЫЕ КЛЕТКИ ЦЕЛОМИЧЕСКОГО ЭПИТЕЛИЯ - КАНДИДАТЫ НА РОЛЬ КЛЕТОК-ПРЕДШЕСТВЕННИКОВ ЦЕЛОМОЦИТОВ МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS* L.

Н. С. Шарлаимова, С. В. Шабельников, Д. Е. Бобков, О. А. Петухова

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: nashar@yandex.ru (Н. С. Шарлаимова), petukhova@yandex.ru (О. А. Петухова)

Работа посвящена характеристике клеток, претендующих на роль клеток-предшественников для восстановления пула целомочитов у морской звезды *Asterias rubens* L. В предыдущих исследованиях были выявлены малые клетки целомического эпителия, характеризующиеся высоким ядерно-цитоплазматическим отношением, способностью к пролиферации и миграции из состава целомического эпителия в целомическую жидкость. Эти клетки составляют значительную часть субпопуляции клеток, которые в соответствии со способом выделения являются «слабо связанными целомическим эпителием» (ЦЭ-С) и, вероятно, являются пулом запасенных недифференцированных клеток, служащих источником для восполнения популяции целомочитов. С целью дальнейшего выяснения природы малых клеток было исследовано распределение клеток на поверхности эпителия при помощи сканирующей электронной микроскопии и проведен сравнительный анализ белкового состава целомочитов, клеток эпителия и ЦЭ-С. На

внутренней аборальной поверхности эпителия выявлены как зрелые целомоциты, так и малые клетки с высоким ядерно-цитоплазматическим отношением. Показана неравномерность распределения клеток на поверхности эпителия. Клетки выявлены в дистальной и латеральных областях луча и отсутствуют в центральной и проксимальной области. Электронно-микроскопические изображения демонстрируют прямое «выползание» малых клеток из состава эпителия. Анализ спектров белков, полученных при разделении клеточных лизатов целомоцитов, эпителиоцитов и субпопуляции ЦЭ-С в системе электрофореза в полиакриламидном геле, выявляет белковые полосы, специфичные для каждой субпопуляции клеток. Общий характер распределения белков говорит о большей близости эпителиоцитов и клеток субпопуляции ЦЭ-С по сравнению с целомоцитами. Полученные данные подтверждают принадлежность субпопуляции ЦЭ-С целомическому эпителию.

Работа поддержана грантом РФФИ 15-04-07798, соответствует Гос. заданию и способствует его выполнению.

ДЕРМАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ И ПРОИЗВОДСТВО ШЕЛКА У ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES: HYDRACHNIDIA)

А. Б. ШАТРОВ

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: chigger@mail.ru

Дермальные железы (Lundblad, 1930) считаются синапоморфной характеристикой и эволюционным новоприобретением водяных клещей. На электронно-микроскопическом (ТЕМ) уровне дермальные железы изучены у единичных представителей (Alberti, Coons, 1999; Shatrov, 2008, 2013), а их функции остаются во многом неясными (Smith, Hagman, 2002; Proctor, Garga, 2004).

У Arthropoda шелкопрядение характерно для паукообразных и насекомых (Foelix, 1996; Craig, 2003) и осуществляется за счет специализированных абдоминальных желез, образующихся независимо и *de novo*. В пределах Acariformes шелкопрядение свойственно ряду семейств (Tetranychidae, Eriophyidae, Camerobiidae, Cunaxidae, Bdellidae) и, в основном, осуществляется модифицированными слюнными железами. У водяных клещей с непрямым переносом спермы направляющие нити (*guiding threads*) для сперматофоров, выделяются особыми секреторными клетками полового тракта самцов (Alberti, Coons, 1999; Witte,

Döring, 1999). Никакие другие явления шелкопрядения у водяных клещей не описаны.

В работе была изучена ТЕМ организация дермальных желез у *Teutonia cometes* (Koch, 1837) (Teutoniidae) и *Limnesia fulgida* (Koch, 1836) (Limnesiidae), а явление секреции нитевидных структур – у *L. fulgida*, *Limnesia undulata* (O.F. Müller, 1776), *Limnochares aquatica* (L., 1758), *Hydryphantes ruber* (de Geer, 1778) и некоторых других видов. Выявлено два типа дермальных желез. Они имеют различно организованный секреторный эпителий и комбинированный характер секрета, обнаруживающий иногда волокнистую структуру. Секрет выводится наружу через выводные отверстия сходного строения. Это свидетельствует о том, что все железы гомологичны. В воде в естественных условиях секрет имеет вид длинных неветвящихся преимущественно полых однородных нитей толщиной 1-2 мкм. Интенсивность и периодичность процесса секреции крайне варьируют для каждого вида. По признаку секреции нитевидных структур дермальными железами водяные клещи сходны с пауками, но отличны от других акариформес.

Исследование выполнено по проекту РФФИ № 15-04-01203-а. Автор благодарит доцента СмолГУ кбн Е. В. Солдатенко за помощь в работе с живыми клещами.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ СТРЕМИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ ПУЧКА ВИДОВ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ ОЗ. ТАНА (ЭФИОПИЯ)

Ф. Н. Шкиль^{1,2}, О. Е. Лазевный², Д. В. Капитанова^{1,2}, В. Б. Борисов^{1,2}, С. В. Смирнов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Россия; email: fedorshkil@gmail.com (Ф. Н. Шкиль)

²Институт биологии развития РАН, Москва, Россия

Озерные пучки видов костистых рыб являются яркими примерами адаптивной радиации позвоночных животных. Зачастую адаптивная радиация рыб носит взрывной характер, т.е. происходит в очень короткий период времени и не сопровождается значимым ростом генетического разнообразия. При этом может существенно повышаться морфологическое разнообразие. Выяснение механизмов, обеспечивающих стремительный рост морфологического и экологического разнообразия на фоне сохранения базового уровня генетического

разнообразия, является одним из направлений современной эволюционной биологии развития.

Объектами нашего исследования стали усачи р. *Labeobarbus* (Cyprinidae; Teleostei), образующие в оз. Тана молодой (15 000 лет) монофилетический пучок из 15 видов, не имеющих четких генетических различий, но различающихся по экологии и морфологии. Методами геометрической морфометрии показано, что основные морфологические различия усачей связаны с различиями формы головы и слагающих ее костей черепа. Описание развития нескольких видов усачей выявило изменения темпов и сроков их онтогенетических событий относительно предкового вида — гетерохронии. В частности, обнаружены различия во временном рисунке краниогенеза, в сроках полового созревания и различия онтогенетических траекторий. Экспериментальными методами показано, что обнаруженные гетерохронии лежат в основе наблюдаемых межвидовых морфологических различий. Таким образом, методами сравнительно-морфологического, онтогенетического и экспериментального подходов установлено, что гетерохронии являются важнейшим онтогенетическим механизмом, обеспечивающим стремительную морфологическую диверсификацию танских усачей.

Подписано в печать 29.08.2016 г.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 7,5. Тираж 190 экз.
Заказ № 4319.

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