

**Онтогенез
и формирование
биологического разнообразия**



*Светлой памяти
Эмили Ивановны Воробьевой
и Льва Владимировича Белоусова
посвящается*



Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»

Научный совет по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира
Научный совет по биологии развития
Научно-образовательный центр ПИН РАН
Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

МОРФОГЕНЕЗ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ: ОНТОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Москва
ПИН РАН
2018

ISBN 978-5-903825-40-0

УДК 562/569

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия. Материалы конференции, посвященной памяти Э.И. Воробьевой и Л.В. Белоусова.

Отв. ред. С.В. Рожнов. Серия «Гео-биологические процессы в прошлом». Москва, ПИН РАН, 2018. 238 с. (69 ил., 7 текст. табл., 3 фототабл.).

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

ISBN 978-5-903825-40-0

Редакционный совет серии:

академик А.Ю. Розанов (ПИН РАН, Москва)

академик Н.Л. Добрецов (ИГМ СО РАН, Новосибирск)

академик Н.А. Колчанов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск)

академик РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, Москва)

д.б.н. Н.Д. Озернюк (ИБР РАН, Москва)

д.б.н. Н.В. Пименов (ИНМИ РАН, Москва)

д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН, Москва)

академик РАН С.В. Рожнов (ПИН РАН, Москва)

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-40-0

© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2018

© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

Вместо предисловия: памяти академика Э.И. Воробьевой и профессора Л.В. Белоусова. <i>С.В. Рожнов</i>	6
<i>В.В. Исаева.</i> Предполагаемая роль геномно-морфогенетических корреляций в эволюции Bilateria	12
<i>М.А. Кулакова.</i> Эволюционные тенденции в использовании генов Нох-кластера: играют ли общие гены по общим правилам?	22
<i>С.В. Рожнов.</i> Архитектоника и проморфология Metazoa как основа реконструкции онтогенеза и филогенеза вымерших таксонов	39
<i>В.Г. Черданцев, Е.Г. Корвин-Павловская.</i> Ретроградная эволюция бластопора: от морфогенеза к онтогенезу	53
<i>Ю.Л. Войтеховский.</i> Алгебраическая геометрия икосаэдрических вирусов	86
<i>М.С. Афанасьева.</i> Гигантизм и минимализм радиоларий позднего палеозоя	93
<i>Е.С. Казанцева, С.В. Рожнов.</i> Массовое регенеративное почкование <i>Bothrophyllum conicum</i> Trd как начало возникновения колониальных форм (средний карбон, Подмосковье)	103
<i>Л.А. Вискова.</i> Формирование морфологического разнообразия мшанок класса <i>Stenolaemata</i> в юрский и меловой периоды	122
<i>Г.А. Афанасьева.</i> Формирование разнообразия брахиопод отряда <i>Spiriferida</i> на рубеже девонского и каменноугольного периодов	133
<i>И.С. Барсков.</i> Морфологическое разнообразие скульптуры наружной раковины палеозойских цефалопод. Как появилось и что значит?	144
<i>Т.Б. Леонова.</i> Формирование морфологического разнообразия палеозойских аммоноидей	153
<i>О.Б. Афанасьева.</i> Формообразование наружного скелета у древних позвоночных (<i>Osteostraci</i> , <i>Agnatha</i>): особенности строения и общие закономерности развития	165
<i>Р. Барсболд.</i> О морфологическом разнообразии в направленном развитии поздних хищных динозавров (<i>Theropoda</i> Marsh, 1881)	177
<i>В.Л. Вершинин, С.Д. Вершинина.</i> Роль пространственной структуры и геохимии в морфогенезе амфибий (на примере девиантных форм <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842)	192
<i>Н.П. Савиных.</i> О биоморфологическом разнообразии прибрежно-водных трав и способах его формирования	201
<i>Г.А. Савостьянов.</i> О систематике морфологического разнообразия и шкале для измерения исторических путей его формирования	211
<i>А.А. Нотов.</i> Эмбрионизация онтогенеза и эволюция жизненных циклов модульных организмов	225

*ВМЕСТО ПРЕДИСЛОВИЯ:
ПАМЯТИ АКАДЕМИКА Э.И. ВОРОБЬЕВОЙ
И ПРОФЕССОРА Л.В. БЕЛОУСОВА*

В этом сборнике собраны работы, представленные по докладам на конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия», проходившей в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН 22-24 ноября 2017 года. Серия конференций, проведенных в рамках широкой проблемы «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии», традиционно объединяет биологов развития и палеонтологов России на единой площадке, позволяющей проводить плодотворные дискуссии по предложенной тематике.

Конференция 2017 года была посвящена памяти недавно ушедших от нас выдающихся биологов: академика Эмилии Ивановны Воробьевой и профессора Льва Владимировича Белоусова. Они стояли у истоков организации серии конференций по морфогенезу и внесли большой вклад, хотя и в разных аспектах, в эволюционную биологию развития. Преждевременный уход из жизни Эмилии Ивановны и Льва Владимировича – большая потеря для участников конференций по морфогенезу и всей биологии.

Э.И. Воробьева (27.09.1934–4.04.2016) начинала свою научную жизнь палеонтологом, работая в Палеонтологическом институте под руководством Д.М. Обручева в Лаборатории рыб и рыбообразных. Ее первые работы были посвящены изучению слабо известных ранее групп саркоптеригий: тристихоптеридных остеолепиформов и пандерихтов, то есть групп кистеперых рыб, которые имели отношение к происхождению тетрапод. Это определило ее основной интерес к выходу позвоночных на сушу и связанной с этим морфогенетической проблеме возникновения конечностей у позвоночных. В конце 1960-х и в 1970-е годы Э.И. Воробьева развернула широкие исследования особой группы девонских кистеперых рыб, которых она назвала пандерихтиидами. Эти уникальные рыбы в своем строении имеют обширный набор морфологических признаков, сближающих их с четвероногими позвоночными, хотя и не являются их непосредственными предками. Эмилия Ивановна не раз подчеркивала, что признаки тетра-

подности формировались неоднократно в различных группах кистеперых рыб, но максимально четко они проявились в так называемых «стегоцефалоподобных» группах кистеперых, наиболее приспособленных к существованию как в чисто водных, так и в полуводных биотопах. Эти рыбы продемонстрировали возможные пути морфологических преобразований при освоении суши позвоночными животными.

После ее перехода в Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. Северцова (ныне Институт проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН), где она стала руководить Лабораторией проблем эволюционной морфологии. Основной темой работ Эмилии Ивановны стали экспериментальные и теоретические основы формирования конечностей тетрапод в индивидуальном развитии и соединение полученных фактов и выявленных закономерностей индивидуального развития с палеонтологическими данными. Эта интересная и важная тема, активно разрабатываемая еще со времен Оуэна, в последнее время стала активно изучаться методами экспериментальной эмбриологии, позволившими увидеть в развитии парных конечностей модель иерархически организованного процесса морфогенеза. Э.И. Воробьева своими работами внесла большой вклад в построение этой модели. Многие из проведенных ею экспериментальных работ на современных амфибиях и куриных зародышах были выполнены совместно с известным английским экспериментальным эмбриологом Р. Хинчлифом. Такое содружество оказалось очень плодотворным и позволило внести в международный научный оборот новые важные факты и идеи развития конечностей тетрапод.

Первым перед ними возник вопрос об эволюционном возникновении плана развития тетраподной конечности: был ли он единым для всех тетрапод или отличался у хвостатых амфибий по сравнению с амниотами и бесхвостыми амфибиями. В самой постановке вопроса уже ощущается новый для своего времени подход: вслед за работами Н. Шубина и П. Альберча активно вводится понятие «плана развития» (“developmental Bauplan”) вместо статичного «плана строения» («morphological Bauplan»). Но исследования Эмилии Ивановны позволили ей сделать дальнейшие шаги. Она предположила, что сходство механизмов взаимодействий эктодермальной апикальной кромки и зоны поляризованной активности определяется иерархией процессов развития, которая и составляет онтогенетическую основу гомологий в дефинитивной конечности. На этой основе она, совместно с Р. Хинчлифом, разработала концепцию динамической стабильности, которая акцентирует внимание на каузальной стороне гомологий и иерархии процессов развития. Этот новый подход позволил учитывать случаи, когда весьма незначительные изменения процессов онтогенеза приводят к крупным изменениям в дефинитивном состоянии. Кроме того, исследование свойств взаимодействующих процессов развития и их ограничений



Академик Эмилия Ивановна Воробьева
27.09.1934–4.04.2016

позволяют предсказывать осуществимость или неосуществимость тех или иных дефинитивных особенностей. Показано, что эти предсказания могут быть подтверждены при сравнении гипотетических результатов с палеонтологическими данными о форме конечностей.

Применение современных методов исследований, прежде всего метода иммунофлюоресценции, позволило показать, что на ранней прехондральной стадии развития саламандреллы и аксолотля имеются признаки, сближающие их с амниотами. Дальнейшее прослеживание хондрификации и оссификации элементов конечностей у разных видов показало вариабельность общего плана развития конечностей у хвостатых амфибий. Эти различия удалось связать, с одной стороны, с гетерохрониями развития, то есть со смещениями во времени закладок отдельных элементов скелета и изменением направления их развития. С другой стороны, вариации в раз-

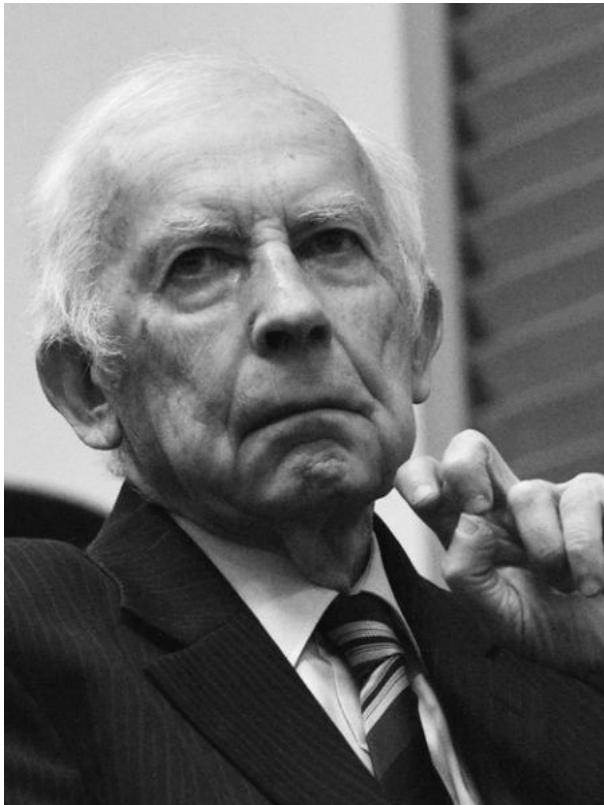
8

витии парных конечностей Urodela связываются с личиночными адаптациями, значительно отличающимися у лимнофилов и реофилов. Исследованиями Эмилии Ивановны лягушкозуба *Ranodon sibiricus* и *Onychodactylus fisheri* удалось показать ошибочность общепринятого представления, что оссификация фаланг пальцев у уродел всегда идет в дисто-проксимальном направлении. Оказалось, терминальная фаланга у *O. sibiricus* окостеневаает в первую очередь, что усиливает возможность цепляться когтями за растения и камни. Но у филетически близкого *O. fisheri* эта фаланга окостеневаает в последнюю очередь. Э.И. Воробьева связывает это с присутствием у последнего вида специального эластичного хондроидного органа, укрепляющего терминальную фалангу и обеспечивающего сцепление с субстратом. Здесь следует отметить, что подобный хондроидный орган был впервые описан у амфибий именно Э.И. Воробьевой.

Детальные исследования особенностей онтогенетического развития современных позвоночных в соединении их с тщательным морфологическим изучением ископаемых рыб позволили Эмилии Ивановны блестяще разработать проблему происхождения парных конечностей тетрапод из плавников кистеперых рыб, показав, что пальцы и запястье являются новообразованиями на уровне тетрапод (плавник минус лучи плюс пальцы), а полидактилия – исходное их состояние, связанное с водным образом жизни древнейших представителей. В результате процессуального подхода к проблеме «тетраподизации» ей удалось показать, что формирование тетраподоподобных признаков среди палеозойских кистеперых рыб носило характер преадаптаций и происходило параллельно и мозаично.

Большая заслуга Э.И. Воробьевой состоит в пропаганде достижений российской биологии, развития и ее приоритета во многих областях этого направления науки. В своих статьях она непрестанно подчеркивает, что основы современной биологии развития были заложены в первые десятилетия XX века трудами выдающихся российских ученых – Н.К. Кольцова, И.И. Шмальгаузена, Д.П. Филатова и М.М. Завадовского, а история ее начального этапа в России связана с именами И.И. Мечникова, А.О. Ковалевского, А.Н. Северцова. Исследования Э.И. Воробьевой делают ее блестящим продолжателем этих знаменитых исследователей.

Лев Владимирович Белоусов (18.07.1935–11.09.2017) окончил Биолого-почвенный факультет Московского государственного университета, где при кафедре эмбриологии закончил аспирантуру и защитил диссертацию по теме «Клеточные процессы при морфогенезе гидроидных полипов». На этой кафедре он и проработал всю свою жизнь, заслужив любовь и уважение студентов, сотрудников и многочисленных учеников. Он был внуком известного биолога А.Г. Гурвича, разработавшего теорию биологического поля. Несомненно, идеи его известного деда наложили свой отпечаток на всю научную деятельность Льва Владимировича.



Профессор Лев Владимирович Белоусов
18.07.1935–11.09.2017

Большинство его работ было посвящено изучению клеточных и молекулярно-генетических механизмов регуляции морфогенетических процессов, происходящих в различные периоды индивидуального развития Metazoa. Уникальные результаты исследований Л.В. Белоусова выявляют основы морфогенеза многоклеточных животных. Это, прежде всего, явление пульсационных морфогенезов низших беспозвоночных животных, описание полей механических напряжений в развитии позвоночных и установление их определяющей роли в регуляции морфогенеза, клеточных делений, поляризации и детерминации клеток к дифференциальной функции в составе органов и тканей. В результате этих исследований Л.В. Белоусовым были установлены экспериментальные и модельные обоснования морфомеханического подхода, основанного на представлении о ведущей роли механических напряжений в авторегуляции морфогенеза. Он открыл

и всесторонне исследовал явление ростовых пульсаций у гидроидных полипов и других низших беспозвоночных и подробно описал клеточные преобразования в ходе этого процесса. На этом основании он построил модели формообразования, позволяющие воспроизводить реально существующие формы.

Наиболее важным и известным исследованием Льва Владимировича является описание поля механических напряжений в развивающихся зародышах амфибий. Он установил, что эти поля сохраняют топологическую инвариантность в течение относительно длинных периодов развития (бластуляция, гастрюляция, нейруляция), а в промежутках между ними быстро меняют свою топологию. Выявлена механозависимость процессов развития как каузальная связь между топологией полей механических напряжений и последующими морфогенетическими процессами. Показано, что основным средством формирования этих полей является контактная поляризация клеток. Очень интересны описанные Л.В. Белоусовым «релаксационные морфозы» – аномалии морфогенеза, вызванные локальной релаксацией механических напряжений и проявляющиеся, в частности, в избыточной контактной поляризации клеток. Он установил механозависимость конвергентной интеркаляции клеток – одного из основных морфогенетических процессов в развитии позвоночных животных. Показано, что она может быть индуцирована искусственным растяжением тканей и направлена перпендикулярно к приложенному силовому вектору. Им обнаружено явление тензотаксиса – движения клеток вверх по градиенту натяжения тканей. Многие свои идеи Белоусов раскрыл и обосновал в уникальном учебнике «Основы общей эмбриологии» и в нескольких монографиях, изданных в России и за рубежом и оказавших большое влияние на развитие современной биологии развития. Работы Льва Владимировича широко цитируются; в 2018 году запланирован специальный выпуск журнала *BioSystems* (Elsevier), посвященный его памяти.

Наша память о замечательных биологах Эмилии Ивановне Воробьевой и Льве Владимировиче Белоусове надолго сохранится в сердцах, а их работа по организации морфогенетических исследований и конференций будет продолжена.

С.В. Рожнов

УДК 575.8; 575.16; 591.3

ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ РОЛЬ ГЕНОМНО-МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ BILATERIA

В.В. Исаева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН
vv_isaeva@mail.ru*

All animals are equal, but some animals
are more equal than others.

G. Orwell

Выявляя геномные корреляты морфологической сложности и различий плана строения многоклеточных животных, сравнительная геномика помогает связать характеристики генома и эволюционные траектории в мире животных. Сопоставление организации Нох-кластеров и экспрессии **Нох-генов с морфологией организма** позволяет проследить возникновение макроэволюционных инноваций как изменений морфогенеза и плана строения Bilateria в зависимости от паттерна Нох-кода. Рассматривается узел корреляций, включающий ту или иную организацию кластерных **Нох-генов, тип раннего эмбриогенеза**, клеточные ресурсы развития, и тем самым определяющий альтернативные эволюционные траектории различных таксонов Bilateria. Биологическое разнообразие неизбежно проявляется на всех уровнях организации и всех этапах эволюции животного мира, и сведение эволюционных стратегий Bilateria и, тем более, всех Metazoa к немногим упрощенным вариантам невозможно.

ВВЕДЕНИЕ

Соотношение между генотипом и фенотипом – сложная нелинейная сеть взаимодействий генов, их молекулярных продуктов и эпигенетических взаимодействий клеток и клеточных систем в процессах развития, вовлекающая воздействие внешних и внутренних факторов и регуляцию экспрессии генов эпигенетической информацией. Для решения проблемы соотношения и взаимосвязи генома и фенотипа необходима интеграция

данных сравнительной геномики, филогеномики и морфологии, эволюционной биологии развития, теории самоорганизации (Belousov, 2012, 2015; Davies, 2013; Minelli, 2015). **Методы сравнительной геномики дают возможность построения новой филогеномики, не всегда совпадающей с традиционными представлениями сравнительных морфологов (Nielsen, 2012; Minelli, 2015; Иванова-Казас, 2016).**

Современная эволюционная геномика дала возможность связать разнообразие геномов с фенотипическим разнообразием представителей Metazoa и других Eukaryota, выявляя геномные корреляты морфологической сложности и различий их организации. Найдена значимая, отчетливо выраженная корреляция регуляторной сложности генома (определяемой общим числом регуляторов транскрипции) и морфологической сложности (измеряемой числом клеточных типов) у Metazoa как **каузальная эволюционная связь регуляторной и морфофизиологической сложности.** Предполагается, что экспансия транскрипционных факторов в результате геномных дупликаций и последующей неофункционализации паралогичных генов была источником эволюционных инноваций с приобретением новых типов клеток и возрастанием морфологической сложности (Lang, Rensing, 2015; Srivastava, 2015).

НОХ-СИСТЕМА:

ДЕТЕРМИНАЦИЯ ОСЕВОГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ BILATERIA

Кодирующие транскрипционные факторы **Нох-гены, как и родственные им гены ParaNox и NK, принадлежат к гомеобокс-содержащим генам класса ANTP и присутствуют только у представителей Metazoa.** Возникновение и эволюционная экспансия **Нох-генов и их кластера (у позвоночных – кластеров),** сопровождаемая утратой некоторых генов, послужила генетической основой эволюционных преобразований плана строения и диверсификации Bilateria. Прослеживается корреляция увеличения числа Нох-генов (и общего числа генов ANTP-класса) с возрастанием сложности плана строения тела (David, Mooi, 2014; Holland, 2015; Ferrier, 2016). **Комплекс координированно действующих Нох-генов специфичен для билатеральных животных, и Кембрийский взрыв с появлением большинства типов Bilateria, вероятно, предопределен «взрывом Нох-генов» (Erwin, Valentine, 2013; Holland, 2015).**

Перефразируя известное высказывание Дж. Оруэла (G. Orwell), можно утверждать: «All genes are equal, but some genes are more equal than others». Гены Нох-кластера выполняют фундаментальную функцию кодирования позиционной информации вдоль переднезадней оси Bilateria и создания векторного градиента этой информации в процессе индивидуального развития, детерминируя глобальную архитектуру фенотипа организма (David, Mooi, 2014; Holland, 2015; Ferrier, 2016). **Как известно, генетические механизмы, определяющие переднезадний план строения тела Bilateria, связа-**

ны с порядком расположения функционирующих **Нох-генов**: расположенные ближе к 3' концу кластера гены экспрессируются ближе к переднему концу зародыша и раньше, чем их 5'-ассоциированные соседи, проявляя пространственно-временную коллинеарность (Duboule, 2007; David, Mooi, 2014; Holland, 2015; Ferrier, 2016). **Способность Нох-кластеров к координированному функционированию комплекса Нох-генов с выполнением интегральной функции** позволяет рассматривать Нох-кластеры как метагены (Duboule, 1994).

Сопоставление организации Нох-кластеров и паттерна экспрессии *Нох*-генов с морфологией организма позволило проследить возникновение макроэволюционных инноваций как изменений морфогенеза и плана строения Deuterostomia в зависимости от паттерна Нох-кода (David, Mooi, 2014). В эволюционной линии хордовых-позвоночных выявлен высокий консерватизм генома с наследованием большинства предковых генов, сохранением целостности *Нох*-кластеров, консерватизма их функций и совершенствованием системы генетического контроля. Крупные инновации строения тела и эволюционный успех позвоночных в существенной мере обеспечены генетической избыточностью: умножением числа *Нох*-кластеров с сопутствующими надстройками генных регуляторных сетей (David, Mooi, 2014; Holland, 2015; Srivastava, 2015; Ferrier, 2016). **Ароморфное эволюционное восхождение** в линии хордовых-позвоночных контрастирует в пределах типа Chordata с регрессивными морфофункциональными изменениями у оболочников (Tunicata, или Urochordata), а среди Deuterostomia – с ярко выраженными преобразованиями по типу идиоадаптаций (по: Северцов, 1939) у иглокожих. У изученных представителей оболочников найдены радикальные изменения анцестральной *Нох*-системы с потерей целостности *Нох*-кластера, утратой некоторых *Нох*-генов и временной коллинеарности, что отражается в модифицированной, упрощенной морфологии взрослых оболочников (Duboule, 2007; Stolfi, Brown, 2015; Holland, 2016). **У представителей типа Echinodermata эволюционный переход от билатеральной к пентарадиальной симметрии**, возможно, был так или иначе сопряжен с топологической перестройкой анцестрального *Нох*-кластера вторичноротых. У морского ежа найдена транслокация «передних» генов *Hox1-Hox3* на 5' («задний») конец кластера с инверсией порядка расположения этой группы генов (Cameron et al., 2006). Свидетельства перестройки *Нох*-кластера с транслокацией-инверсией генов *Hox1-Hox4* у представителей других классов иглокожих неполны и противоречивы, однако вторичное наложение пентамерии как радиальной симметрии на анцестральную билатеральную симметрию косвенно свидетельствует о возможности такой перестройки (David, Mooi, 2014). Центральная нервная система взрослых пентамерных, лишенных головы представителей иглокожих, состоит из циркуморального (циркуманального у морских линий) кольца, соединенного с пятью ра-

диальными нервными стволами в каждом луче (Arnone et al., 2015).

Подобное наложение радиальной симметрии, но в меньшей степени, с сохранением доминирования анцестральной билатеральности, наблюдается у головоногих моллюсков: центральная нервная система осьминога включает циркумэзофарингеальный мозг, парные оптические лопасти и осевые нервные тяжи в каждом щупальце (Wanninger, Wollesen, 2015). Ген *Hox2* не обнаружен у осьминога *Octopus bimaculoides* (Albertin et al., 2015), гигантского кальмара *Architeuthis dux*, как и РНК этого гена в транскриптоматх нескольких других представителей группы Coleoidea (Gonçalves e Silva, 2015). У гигантского кальмара *Architeuthis dux* дублированы три Нох-гена (Gonçalves e Silva, 2015). **Представители группы Coleoidea характеризуются** самой крупной и сложной нервной и системой среди беспозвоночных (Wanninger, Wollesen, 2015).

У всех усоногих ракообразных (Cirripedia) обнаружена радикальная перестройка плана строения организма, сопряженная с потерей одного из Нох-генов: отсутствие гена *AbdA*, коррелирующее с утратой абдоминального отдела тела, что способствовало переходу к сидячему образу жизни, а у корнеголовых ракообразных – к паразитизму (Géant et al., 2006). У других изученных представителей Ecdysozoa, включая *Caenorhabditis elegans* и *Drosophila melanogaster*, в той или иной мере утрачена анцестральная организация Нох-кластера, потеряна часть генов, особенно у нематод (Sommer, 2015).

Таким образом, радикальные, макроэволюционные преобразования плана строения вторичноротых животных нередко связаны с умножением или потерей отдельных Нох-генов анцестрального кластера либо же с топологической реорганизацией его генов, что свидетельствует о ведущей роли Нох-кода в детерминации плана строения тела билатеральных животных.

УЗЕЛ КОРРЕЛЯЦИЙ:

СТРОЕНИЕ НОХ-КЛАСТЕРА, СКОРОСТЬ ЭМБРИОГЕНЕЗА И КЛЕТОЧНЫЕ РЕСУРСЫ РАЗВИТИЯ

Дюбуль (Duboule, 2007) классифицировал Нох–кластеры по их строению как организованные, дезорганизованные, расщепленные и атомизированные. Атомизированные, рассеянные поодиночке по геному Нох-гены найдены у аппендикулярии *Oikopleura dioica* и плоского паразитического червя *Schistosoma mansoni*. Полная атомизация Нох-генов обнаружена также у головоногих моллюсков (Albertin et al., 2015; Gonçalves e Silva, 2015). У асцидии *Ciona intestinalis* кластер расщеплен на три группы и частично дезорганизован. Расщепленный Нох-кластер найден также у дрозофилид и нематоды *Caenorhabditis elegans* (Tschopp, Duboule, 2011).

Дюбуль (Duboule, 1994) предположил также тесную связь между контролем роста в эмбриогенезе и планом строения взрослого организма. Известно, что Нох-гены посредством великого множества генов-мишеней

вовлечены в регуляцию широкого спектра ключевых процессов развития, включая прохождение клеточного цикла и клеточную пролиферацию.

Дезинтеграция и разрыв Нох- и ParaНох-кластеров коррелируют с очень быстрым развитием, не дающим времени для постепенной активации генов, при сохранении пространственной коллинеарности. У животных с такими кластерами эволюционировал вторичный способ мозаичного, детерминированного эмбриогенеза с малым числом клеток. Сочетание расщепленности (вплоть до атомизации) Нох-кластера, отсутствия временной коллинеарности и быстрого, детерминированного (мозаичного), малоклеточного эмбриогенеза, производного по отношению к анцестральному, найдено у представителей оболочников (аппендикулярии и асцидий), дрозофилид и нематоды *Caenorhabditis elegans* (Tschopp, Duboule, 2011; David, Mooi, 2014).

После того, как Конклин впервые описал развитие асцидий и назвал открытый им тип дробления мозаичным (Conklin, 1905), в эмбриологии установилась традиционная классификация типов дробления и раннего развития животных как мозаичного (детерминированного) и регулятивно-го; эволюционная связь этих типов развития оставалась неясной. Гипотеза Дюбюля определяет мозаичное дробление как следствие быстрого эмбриогенеза, не дающего достаточного периода времени для постепенной временной прогрессии активации Нох- и ParaНох-генов при сохранении пространственной коллинеарности, т. е. вторичное, производное по отношению к анцестральному типу развития.

МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ СТРАТЕГИИ BILATERIA: ПРИБРЕТЕНИЯ И ПОТЕРИ

Макроэволюционные изменения, коррелирующие с организацией Нох-системы, связаны с различными стратегиями развития (Tschopp, Duboule, 2011; David, Mooi, 2014; Srivastava, 2015). Корреляция целостности Нох-кластеров и временной коллинеарности с гетерохронией эмбриогенеза позволяет постулировать проявление в некоторых таксонах *Bilateria* альтернативных эволюционных стратегий, связанных с преобладанием эволюционного вклада неотении либо прогенеза (Исаева, 2015; Isaeva, 2016).

Альтернативные эволюционные траектории билатеральных животных различных таксонов могут определяться узлом корреляций, включающих генный регулятивный контроль и гетерохронии развития, от которых зависят клеточные ресурсы роста, тип развития, длительность жизни, размер тела и мозга, забота о потомстве. Гетерохрония – классический механизм эволюционных изменений последовательности процессов развития, их скорости и сроков проявления анцестральных признаков. Наиболее часто рассматриваемый тип гетерохронии – педоморфоз, представленный неотенией и прогенезом (адультацией); используется также представление о пераморфозе как возрастании скорости изменений или их периода до такой

степени, что взрослая форма потомка морфологически выходит «за пределы» анцестрального состояния (Исаева, 2014, 2015; Isaeva, 2015, 2016).

Неотения коррелирует с возрастанием числа клеток развивающегося организма, появлением новых клеточных ресурсов развития как потенциала усложнения тканей, удлинением периода роста, увеличением размера тела и продолжительности жизни, возрастанием заботы о потомстве. Этот комплекс морфогенетических корреляций способствовал расширению эволюционных возможностей и ароморфным преобразованиям (по: Северцов, 1939), иначе говоря, прогрессивной эволюции (характеризующейся добавлением признаков и стадий развития согласно Minelli, 2015). В эволюционной линии хордовых, ведущей к позвоночным, неотения сочетается с пераморфозом и эмбриоморфозом – увеличением ресурсов эмбриональных и стволовых клеток (Исаева и др., 2013; Isaeva, 2015, 2016).

Альтернативная эволюционная стратегия проявилась при доминировании прогенеза (адультации) как раннего полового созревания и ускорения развития, что коррелирует с детерминированным (мозаичным) ранним эмбриогенезом, малоклеточностью зародышей и взрослых животных, ранней дифференцировкой клеток, редукцией размера тела, коротким жизненным циклом, быстротой развития и смены поколений, высокой скоростью эволюции. Такой набор корреляций наиболее исследован у представителей оболочников, характеризующихся также упрощением, редукцией анцестрального генотипа и фенотипа с потерей многих генов (Holland, 2016; Stolfi, Brown, 2015). **Эволюционные траектории позвоночных и оболочников**, наших ближайших беспозвоночных родственников (Исаева, Голубев, 2017), радикально разошлись. Весьма вероятно, что ключевую роль в определении своеобразной эволюционной траектории оболочников мог играть горизонтальный перенос одного или двух генов, кодирующих синтазу целлюлозы (Исаева, Голубев, 2017). Способность синтезировать целлюлозу отличает оболочников от всех других представителей животного мира; содержащая целлюлозу плотная оболочка тела (туника) с защитной и опорной функцией обеспечила выживание туникат – при их морфофункциональной эволюционной деградации.

Среди исследованных представителей Ecdysozoa **вторичное упрощение анцестрального фенотипа и генотипа**, включающее потерю ресничек и жгутиков, утрату некоторых **Нох-генов и целостного Нох-кластера**, коррелирующее с быстрым эмбриогенезом и малоклеточностью вплоть до зутелии, коротким жизненным циклом, быстрой эволюцией, наиболее выражено у нематод (Sommer, 2015; Srivastava, 2015). Редукция структур и стадий развития – характеристика регрессивной эволюции (Minelli, 2015). Таким образом, у многих представителей Ecdysozoa, как и у оболочников, проявляется быстрая регрессивная эволюция с уходом от анцестральной организации. Предполагается, что в эволюции оболочников среди Chorda-

та, а также ряда представителей Ecdysozoa, эволюционная стратегия с доминированием прогенеза вела к регрессивным преобразованиям (Исаева, 2015; Isaeva, 2016).

Таким образом, анализ преобразований развития в контексте идей Дюбуля (Duboule, 1994, 2007; Tschopp, Duboule, 2011) позволяет в какой-то мере понять различную направленность эволюционных траекторий в разных таксономических группах животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, отсутствие даже одного **Нох-гена гена**, функционирование которого необходимо для морфогенеза какой-либо части тела животного, а также физическая и топологическая перестройка **Нох-кластера может породить «монстров»** (например, усоногих ракообразных, лишенных абдоминального отдела тела) либо радикально изменить эволюционную траекторию, создавая новый план строения организма. Новый план строения с вторичным наложением радиальной симметрии на анцестральную билатеральную симметрию возник у иглокожих и в меньшей степени – у головоногих моллюсков. У морского ежа нарушена пространственная локализация генов антериорной группы, *Hox1-Hox3*, как правило, детерминирующих морфогенез головной части тела, тогда как у головоногих моллюсков утрачен один из генов этой антериорной группы, ген *Hox2*. Не исключено, что антериорные гены не только регулируют формирование передней, головной части тела, но инициируют формирование билатерально-симметричного плана строения, и в тех случаях, когда выполнение этой фундаментальной для Bilateria функции становится невозможным, происходит в какой-то мере возврат к «до-билатеральной» радиальной симметрии. Представителям головоногих моллюсков, в отличие от оболочников и нематод, удалось «разрубить узел» корреляций, связанных со структурой Нох-кластера, и «разрубить» сам кластер без крупных эволюционных потерь и даже с явными эволюционными приобретениями.

Разнообразные эволюционные преобразования генотипа и фенотипа многоклеточных животных нередко рассматривались как «природные эксперименты» и даже «природная генетическая инженерия» (Исаева, 2015; Isaeva, 2016). Помимо канонических мутаций генов, кодирующих белки, а также дупликаций отдельных генов и всего генома, в эволюции неизбежно происходили многообразные геномные перестройки, усложнялись генные регуляторные сети и механизмы регуляции, вовлекающие «темную материю» некодирующих последовательностей ДНК. Эволюционные траектории зависели и от редких, случайных событий. Определенный эволюционный вклад вносил горизонтальный перенос генов. Например, ключевую роль в определении своеобразной эволюционной траектории оболочников мог играть горизонтальный перенос одного или двух генов, кодирующих синтазу целлюлозы, предположительно от актинобактерий (см. выше). Об-

разование содержащей целлюлозу туники с защитной и опорной функцией снизило давление естественного отбора, но при этом, возможно, сыграло роль «эволюционной ловушки», способствующей регрессивной эволюции (подобно тому, как преимущества паразитизма способствуют морфофункциональной деградации организма паразита).

Биологическое разнообразие неизбежно проявляется на всех уровнях организации и всех этапах эволюции животного мира, и потому сведение эволюционных стратегий *Bilateria* и, тем более, *Metazoa* к немногим упрощенным вариантам вряд ли возможно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова-Казас О.М.* 2015. Молекулы, морфология и филогения // Тезисы конф. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность». М.: ПИН РАН. С. 17–20.
- Исаева В.В.* 2014. Модулярность развития: гетерохронии и гетеротопии в эволюционных преобразованиях // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия / Отв. ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 7–21.
- Исаева В.В.* 2015. Эволюционные приобретения и потери // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность / Отв. ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 13–27.
- Исаева В.В., Голубев А.Г.* 2017. Оболочники – наши ближайшие беспозвоночные родственники. Биосфера. Т. 9. С. 242–260.
- Исаева В.В., Озернюк Н.Д., Рожнов С.В.* 2013. Свидетельства эволюционных изменений онтогенеза: палеонтологические, сравнительно-морфологические и молекулярные аспекты. Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 273–283.
- Северцов А.Н.* 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.–Л. 609 с.
- Albertin C.B., Simakov O., Mitros T. et al.* 2015. The octopus genome and the evolution of cephalopod neural and morphological novelties // Nature. V. 524. P. 220–224.
- Arnone M.I., Byrne M., Martinez P.* 2015. Echinodermata // Evolutionary developmental biology of Invertebrates. V. 6: Deuterostomia / Ed. A. Wanninger. Springer-Verlag: Wien e a. P. 1–58.
- Belousov L.V.* 2012. Self-organization, symmetry and morphomechanics in development of organisms // Embryology – updates and highlights on classic topics. Ed. L.A.V. Pereira. InTech: Rijeka. P. 189–210.

- Beloussov L.V.* 2015. Morphomechanics of development. Heidelberg e a.: Springer Science+Business Media. 195 p.
- Cameron R.A., Rowen L., Nesbitt R.* et al. 2006. Unusual gene order and organization of the sea urchin Hox cluster // *J. exp. zool. B.* V. 306. P. 45–47.
- Conklin E.G.* 1905. Mosaic development in ascidian eggs // *J. exp. zool.* V. 2. P. 145–223.
- David B., Mooi R.* 2014. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes // *EvoDevo.* V. 5. P. 22. <http://www.evodevojournal.com/content/5/1/22>
- Davies J.* 2013. Mechanisms of morphogenesis. 2 edition. Amsterdam e a.: Elsevier. 403 pp.
- Duboule D.* 1994. Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony // *Development. Suppl.* P. 135–142.
- Duboule D.* 2007. The rise and fall of Hox gene clusters // *Development.* V. 134. P. 2549–2560.
- Erwin D.H., Valentine J.W.* 2013. The Cambrian explosion: the construction of animal biodiversity. Roberts and Co publ., Inc. Greenwood Village, USA. 406 pp.
- Ferrier D.E.K.* 2016. Evolution of homeobox gene clusters in animals: the Giga-cluster and primary vs. secondary clustering // *Front. ecol. evol.* V. 4. www.frontiersin.org 2016|Volume4|Article36
- Géant E., Mouchel-Vielh E., Coutanceau J.-P.* et al. 2006. Are Cirripedia hopeful monsters? Cytogenetic approach and evidence for a Hox gene cluster in the cirripede crustacean *Sacculina carcini* // *Dev. gen. evol.* V. 216. P. 443–449.
- Gonçalves e Silva F.C.* 2015. Evolutionary genomics: study of genes involved in animal adaptation. A proposal submitted to Faculty of Sciences of the University of Porto for fulfillment of degree of master of Biochemistry. Universidade do Porto. 41 pp.
- Holland L.Z.* 2016. Tunicates // *Curr. biol.* V. 26. P. R146–R152.
- Holland P.W.H.* 2015. Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion? // *Holland zool. lett.* 1:1 DOI 10.1186/s40851-014-0004-x
- Isaeva V.V.* 2015. Heterochronies, heterotopies, and cell resources of development in ontogenetic and evolutionary transformation // *Paleontol. j.* V. 49. N 14. P. 1530–1537.
- Isaeva V.V.* 2016. Evolutionary gains and losses in Bilateria // *Paleontol. j.* V. 50. № 13. P. 1477–1485.
- Lang D., Rensing S.A.* 2015. The evolution of transcriptional regulation in the viridiplantae and its correlation with morphological complexity / Evolutionary transitions to multicellular life. Principles and mechanisms. Eds I. Ruiz-Trillo, A.M. Nedelcu. Dordrecht e a.: Springer Science+Business Media. P. 301–334.
- Minelli A.* 2015. EvoDevo and its significance for animal evolution and phylogeny // Evolutionary developmental biology of Invertebrates. Ed. A. Wanninger. V. 1. Introduction, Non-Bilateria, Acoelomorpha, Xenoturbellida, Chaetognatha. Wien e a.: Springer. P. 1–24.
- Nielsen C.* 2012. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. 3 edition. N-Y: 20

Oxford univ. press. 402 pp.

- Sommer R.J.* 2015. Nematoda // Evolutionary developmental biology of Invertebrates / Ed. A. Wanninger. V. 3. Wien e a.: Springer. P. 15–34.
- Srivastava M.* 2015. A comparative genomics perspective on the origin of multicellularity and early animal evolution // Evolutionary transitions to multicellular life. Principles and mechanisms / Eds I. Ruiz-Trillo, A.M. Nedelcu. Dordrecht e a.: Springer Science+Business Media. P. 269–300.
- Stolfi A., Brown F.D.* 2015. Tunicata // Evolutionary developmental biology of Invertebrates. Ed. A. Wanninger. V. 6. Wien e a.: Springer. P. 135–204.
- Tschopp P., Duboule D.* 2011. A genetic approach to the transcriptional regulation of Hox gene clusters // Ann. rev. genet. V. 45. P. 145–166.
- Wanninger A., Wollesen T.* 2015. Mollusca // Evolutionary developmental biology of Invertebrates / Ed. A. Wanninger. Wien: Springer. V. 2. P. 103–153.

Proposed role of the genomic-morphogenetic correlations in the bilaterian evolution

V.V. Isaeva

Revealing genomic correlates of morphological complexity and differences in the body plan of Metazoa, comparative genomics help to link genomic characteristics with evolutionary trajectories in the animal world. A correlation between rearrangements of Hox-cluster organization and Hox-genes expression, and the organism morphology makes it possible to trace the emergence of macroevolutionary innovations as transformations of morphogenesis and the body plan of Bilateria depending on the Hox-code pattern. The correlation node which includes certain topological organization of the cluster Hox genes, the type of early embryogenesis, cellular resources of development, and thereby defining alternative evolutionary trajectories of different bilaterian taxa is considered. Biological diversity inevitably emerges at all of the organization levels and all stages of evolution in animal kingdom, and it is impossible to reduce evolutionary strategies in Bilateria and, especially, in all Metazoa to a few simplified versions.

УДК 575

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ИСПОЛЬЗОВАНИИ ГЕНОВ НОХ-КЛАСТЕРА: ИГРАЮТ ЛИ ОБЩИЕ ГЕНЫ ПО ОБЩИМ ПРАВИЛАМ?

М.А. Кулакова

St. Petersburg State University
neraisvi@gmail.com

Представление о Нох-генах и их работе сформировалось при изучении классических модельных животных, принадлежащих к линиям Ecdysozoa (*Drosophila*, *Tribolium*, *Caenorhabditis*) и Deuterostomia (мышь, курица, *Xenopus* и *Danio*). Позже круг объектов был расширен за счет Spiralia (моллюски, полихеты, брахиоподы, коловратки) и каждый год продолжает пополняться животными с непрым филогенетическим положением или интересными программами развития. Накопилось достаточно данных, чтобы на основании сходства и различий в стратегиях использования Нох-генов, поискать анцестральные, т.е. неизменные характеристики у представителей разных таксонов и сделать очередную попытку реконструировать UrBilateria – общего предка билатеральных животных.

АНЦЕСТРАЛЬНЫЙ РЕПЕРТУАР НОХ-ГЕНОВ

В геномах современных билатеральных животных, принадлежащих к разным эволюционным ветвям, присутствуют общие регуляторные гены из нескольких десятков консервативных генных семейств. Некоторые из них имеют очень древнюю эволюционную историю (TALE, FOX), а некоторые, по эволюционным меркам, возникли совсем недавно. Это гены из класса PRD и ANTP. Есть основания думать, что структурная и функциональная экспансия этих генов тесно связана с возникновением билатеральных животных (Bilateria) и их морфологическим разнообразием.

Гены из класса ANTP (Нох-гены, ParaНох-гены, ENG- и НК-гены) найдены только у многоклеточных животных. Геном *Monosiga brevicollis* –

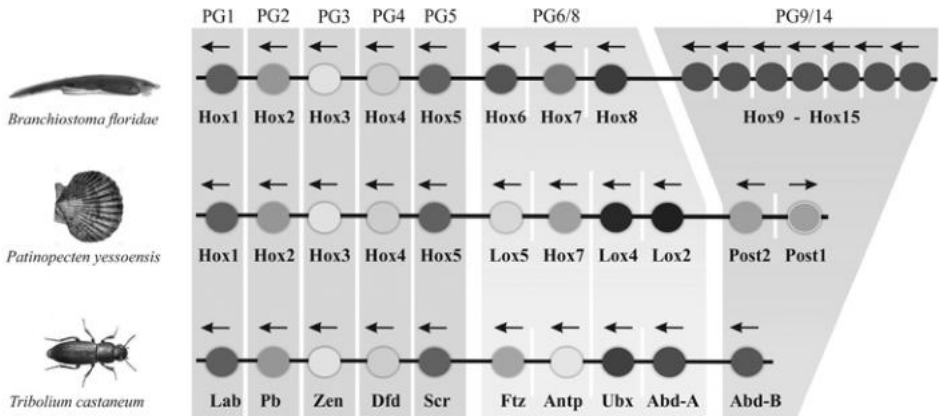


Рис. 1. Комплекты Нох-генов, принадлежащие животным из трех эволюционных ветвей EuBilateria: Deuterostomia (ланцетник *Branchiostoma floridae*), Spiralia (гребешок *Patinopecten yessoensis*) и Ecdysozoa (жук *Tribolium castaneum*). Ортологи первых пяти Нох-генов (PG1-5) распознаются в геномах у всех трех животных, поскольку уже присутствовали в геноме их общего предка. Нох-гены PG6/8 и PG9/14 прошли этап независимой дупликации и дивергенции. Их потомки в геномах современных Protostomia и Deuterostomia не являются прямыми ортологами. Стрелками обозначена транскрипционная ориентация генов в кластерах (по: de Rosa et al., 1999; Hueber et al., 2013; Wang et al., 2017).

одноклеточного, наиболее близкого к предку Metazoa, свободен от этих генов (King et al., 2008). Однако уже у губок обнаруживается полноценный набор НК-генов, сопоставимый с НК-генами насекомых и позвоночных (Largoux et al., 2007). ParaНох-гены – Gsx и Cad, найдены в геномах Trichoplax (Placozoa) и стеклянной губки Sycon, соответственно (Mendivil Ramos et al., 2012; Fortunato et al., 2014). Структурная и функциональная эволюция Нох-генов, происходившая на уровне низших Metazoa (Ctenophora, Placozoa, Spongia), остается пока загадкой. Особую интригу здесь создает открытие призрачных кластеров (Ghost-clusters) в геномах трихоплакса и губки (Mendivil Ramos et al., 2012; Fortunato et al., 2014; Ferrier, 2016). Нельзя исключить, что Нох-гены уже присутствовали в разных линиях низших Metazoa, но были элиминированы в тех ветвях, которые дожили до современности или, по крайней мере, исследованы на сегодняшний день.

Эта криптическая фаза в эволюции Нох-генов контрастирует с периодом их наглядной структурной экспансии у Cnidaria и особенно у EuBilateria (истинно-билатеральные животные, к которым относятся первичноротые (Protostomia) и вторичноротые (Deuterostomia)). На рис. 1 представлены комплекты Нох-генов, принадлежащих билатеральным животным из

трех эволюционных ветвей: Deuterostomia (ланцетник), Spiralia (гребешок) и Ecdysozoa (триболиум). Первые пять Нох-генов хорошо распознаются в геномах современных Protostomia и Deuterostomia и их принадлежность к конкретной паралогической группе можно трактовать вполне однозначным образом (PG1-5). Нох-гены центральной группы, которые представлены у аннелид *Lox5*, *Hox7*, *Lox4* и *Lox2*, не имеют однозначных ортологов среди центральных Нох-генов позвоночных (*Hox6*, *Hox7*, *Hox8*) и членистоногих (*Antp*, *Ubx*, *abd-A*) (de Rosa et al., 1999; Hueber et al., 2013; Frobius et al., 2008). Для того чтобы разобраться в запутанных филогенетических отношениях внутри этой группы последовательностей, понадобился подробный анализ ключевых аминокислотных мотивов вне и в пределах гомеодоменов (Hueber et al., 2013), который выявил, что у последнего общего предка первичноротых животных было, по меньшей мере, два центральных Нох-гена – *Antp/Hox7*-подобный и *abd-A*-подобный. Первая последовательность наиболее консервативна и была унаследована от последнего общего предка первичноротых и вторичноротых животных (P/D-предок) (Hueber et al., 2013). *Antp/Hox7*-подобный ген путем независимой дупликации дал начало генам *ftz* и *Antp* у членистоногих, и *Lox5* и *Hox7* у аннелид. Второй центральный ген – *abd-A*-подобный, появился незадолго до разделения первичноротых животных на Ecdysozoa и Spiralia. Этот предковый ген дал начало *abd-A* членистоногих и *Lox4* и *Lox2* аннелид. Интересно, что ключевой для развития и эволюции насекомых ген *Ubx*, появился относительно поздно, в линии членистоногих, вероятно, путем дупликации предковой последовательности *abd-A* (Hueber et al., 2013). Общность между Нох-белками из центральной группы прослеживается у первичноротых и вторичноротых животных на уровне единственной последовательности – *Antp/Hox7*. Это означает, что у их общего предка был один центральный Нох-ген – *Antp/Hox7*, который дублировался и дивергировал специфичным для каждой эволюционной линии образом. Постериорные Нох-гены Deuterostomia (*Hox9-14*), Ecdysozoa (*Abd-B*, *egl-5*) и Spiralia (*Post2*, *Post1*), так же как и центральные, не являются ортологами друг для друга, а значит, берут начало от предковой последовательности, которая независимым образом дублировалась и дивергировала в трех разных линиях EuBilateria (de Rosa et al., 1999).

Итак, минимальный набор Нох-генов, которым располагал P/D-предок, уже содержал пять первых генов (PG1-5), один срединный ген (*Antp/Hox7*) и, по меньшей мере, один постериорный ген (PG 9/14). Это полноценный набор факторов, который, если подойти к вопросу формально, превосходит по общему числу генов Нох-репертуар нематоды *C. elegans*, коловратки *Brachionus manjavacas* и всех плоских червей (de Rosa et al., 1999; Fröblius, Funch, 2017; Varucca et al., 2016). Насколько сложным мог быть такой предок? Можем ли мы судить об уровне организации предка билатеральных

животных (UrBilateria), исходя из общности репертуара регуляторных генов, особенно таких важных для морфогенеза, как гены Нох-кластера? На примере губок хорошо видно, что реконструировать план их организации по набору регуляторных генов – затруднительно. В результате такой реконструкции получаются куда более сложно организованные животные, с мезодермальными тканями (*Bra*, НК-гены), нервной (*Sox*-гены, *Paх*-гены) и пищеварительной системой (*Cdx*) (Largoux et al., 2007; Leininger et al., 2014, Fortunato et al., 2014). Возможно, губки не самый удачный пример, поскольку они могли упроститься вторично (Fortunato et al., 2015). Другой пример – гребневик *Mnemiopsis leidyi*. Основные гены-участники Wnt-сигналинга присутствуют в геноме гребневика, но в раннем эмбриогенезе их работа выглядит рассогласованной во времени и пространстве. Гены *Wnt*, *Fzd*, *b-cat* и *Tsf* не транскрибируются в пределах одной территории, по крайней мере, на этапе формирования первичной оси тела *Mnemiopsis* (Pang et al., 2010). Присутствие компонентов консервативных сигнальных путей в геноме не гарантирует работу этих путей и ничего не сообщает об их функции, по крайней мере, у низших Metazoa.

Итак, реконструкция анцестрального набора Нох-генов не помогает реконструировать план организации P/D-предка, поскольку неизвестно, чем были заняты эти гены. Общие тенденции в использовании Нох-кластера современными билатеральными животными могли бы прояснить этот вопрос. Логично предположить, что наиболее консервативные функции Нох-кластера, т. е. сохраняющиеся у большинства животных из разных эволюционных линий, были присущи их общему предку.

КЛАСТЕРНОСТЬ

Структурный консерватизм Нох-кластеров напрямую связан с выполняемой функцией, которая не может быть реализована другим способом или элиминирована отбором. Согласно классификации, которую предложил Дени Дебуль (Denis Duboule), Нох-кластеры Bilateria можно разделить на четыре группы (Duboule, 2007). В первую группу попадают *организованные (organized) кластеры*, подобные кластерам позвоночных. Это небольшие (~100 Kb) целостные кластеры, все гены которых имеют одну и ту же транскрипционную ориентацию. Между Нох-генами в кластерах позвоночных нет посторонних последовательностей – повторов, генов попавших в пределы кластера при транспозиции, а также Нох-генов, утративших Нох-функцию. *Дезорганизованные (disorganized) кластеры* тоже целостные, но они большего размера (450 Kb или более), однонаправленность транскрипционных единиц в них не поддерживается, они могут содержать внутренние перестройки (инверсии, как у морского ежа) и даже посторонние гены. *Разорванные (split) кластеры* отличаются от дезорганизованных наличием значительного разрыва между участками кластера. Так, у *Drosophila* расстояние между ANT-C и BX-C составляет 9,5 Mb, в то

время как размер целого НохА кластера мышцы 105 Kb (Duboule, 2007). Наконец, *атомизированные (atomized) кластеры* распадаются на отдельные гены, расположенные в разных локусах, нередко на разных хромосомах, как у аппендикулярии *Oikopleura* (Seo et al., 2004).

Дени Дебуль сделал предположение, что структура предкового кластера Bilateria была близка к дезорганизованной. В этом случае в линии позвоночных произошла консолидация кластера за счет появления принципиально новых контролирующих элементов, которые обеспечили глобальную регуляцию транскрипции Нох-генов. Подобного рода элементы описаны в НохD-кластерах тетрапод (Spitz et al., 2003; Gonzalez et al., 2007) и они нужны для координированной транскрипции целых генных комплексов в зачатках конечностей. Напротив, переход к регуляции за счет индивидуальных, геноспецифичных *cis*-модулей и ослабление регуляторного контроля за счет обобществленных энхансеров, приводит к релаксации Нох-кластеров и, в конечном счете, к их атомизации.

В настоящий момент хорошо известны представители из всех трех ветвей EuBilateria, которые имеют целостный Нох-кластер. Это полухордовые, ланцетник и позвоночные (Deuterostomia), жук *Tribolium* и медоносная пчела *Apis* (Ecdysozoa), и моллюски *Lottia gigantea* и *Patinopecten yessoensis* (Lophotrochozoa) (Freeman et al., 2012; Garcia-Fernandez, Holland, 1994; Pascual-Anaya et al., 2013; Shippy et al., 2008; Dearden et al., 2006; Simakov et al., 2013; Wang et al., 2017). Атомизированные кластеры также описаны у вторичноротых (*Oikopleura*) и первичноротых животных (осьминог *O. bimaculoides* и тихоходка *H. dujardini*) (Seo et al., 2004; Alberti et al., 2015; Smith et al., 2016).

В свете новых данных модель предкового кластера нуждается в корректировке. Во-первых, оказалось, что ориентация транскрипционных единиц в целостных кластерах Ecdysozoa (*Apis* и *Tribolium*) строго упорядочена. Кроме того, доказано, что Нох-кластер *Tribolium* не содержит посторонних последовательностей, и его немалый размер (~700 Kb) обусловлен длинными интронами, а не повторами (Shippy et al., 2008). Нох-гены в целостных кластерах моллюсков *Lottia gigantea* (Gastropoda) и *Patinopecten yessoensis* (Bivalvia) (Simakov et al., 2013; Wang et al., 2017) ориентированы односторонне, за исключением постериорных генов (*Post2* и *Post1* у *Lottia* и *Post1* у *Patinopecten*). У полихеты *Capitella teleta* и брахиоподы *Terebratalia transversa* Нох-кластеры разорваны, но все Нох-гены имеют одинаковую транскрипционную ориентацию (Frobisius et al., 2008; Schiemann et al., 2017). Независимое выравнивание транскрипционной ориентации Нох-генов в трех ветвях Bilateria менее вероятный процесс, чем наследование односторонне транскрибирующегося предкового кластера, с последующей его дезинтеграцией в отдельных эволюционных линиях.

Во-вторых, было показано, что Нох-кластеры бесчелюстных рыб

(Cyclostomes) имеют значительно больший размер, чем кластеры мыши или *Danio* (Mehta et al., 2013; Pascual-Anaya et al., 2018). Это значит, что консолидация кластеров произошла только в линии челюстноротых позвоночных. Нох-кластеры всех исследованных Protostomia также превосходят размерами кластеры челюстноротых, и можно предположить, что предковый кластер EuBilateria был большим. Однако в целом анцестральные характеристики Нох-кластеров вероятнее найти в линии Deuterostomia, поскольку общий предок Chordata и Ambulacraria сформировался раньше, чем предок Ecdysozoa и Lophotrochozoa (Erwin et al., 2011). Нох-кластеры ланцетника (450 Kb), морской звезды *Acanthaster planci* (420 Kb) и полухордовых *Saccoglossus kowalevskii* и *Ptychodera flava* (550 Kb и 452 Kb, соответственно) больше, чем кластеры челюстноротых, но меньше, чем кластеры насекомых (1,37 Mb у *Apis mellifera*) (Garcia-Fernandez, Holland, 1994; Vaughman et al., 2014; Freeman et al., 2012; Dearden et al., 2006).

Итак, предковый кластер мог быть среднего размера (~ 400-500 Kb), вероятно, он был свободен от посторонних последовательностей и его гены имели одинаковую транскрипционную ориентацию.

КОЛИНЕАРНОСТЬ

Морфологическая разница между отделами тела вдоль переднезадней оси у позвоночных, членистоногих и полихет – результат колинеарной транскрипции Нох-генов. Колинеарность транскрипции – это линейное соответствие между позицией гена в кластере и местом/временем/интенсивностью его транскрипции. Сейчас уже понятно, что контроль над пространственной колинеарностью Нох-транскрипции не сводится к какому-то единому механизму. Колинеарная транскрипция Нох-генов у современных Bilateria устанавливается за счет работы геноспецифичных cis-регуляторных модулей, обобществленных энхансеров, глобальных регуляторных элементов, некодирующих РНК (miRNAs и lncRNAs) и кросс-регуляции на уровне самих Нох-белков (Deschamps, 2007; Iimura, Pourquié, 2007; Maeda, Karch, 2009; Yekta et al., 2008; Durston et al., 2010; De Kumar, Krumlauf, 2016). Такое богатство механизмов не позволяет выделить анцестральное состояние регуляции. Возможно, уже на уровне P/D-предка существовало несколько способов установить колинеарность, и они работали в разных тканях и/или на разных этапах развития. В этом обзоре мы не будем сравнивать сами механизмы, но поговорим о наиболее общих закономерностях колинеарной экспрессии в развитии и эволюции.

Для компактных Нох-кластеров позвоночных отмечены все типы колинеарности – пространственная, временная и количественная. Важно, что у позвоночных животных пространственная колинеарность транскрипции устанавливается благодаря последовательной активации Нох-генов в пресомитной мезодерме, клетки которой мигрируют сквозь первичную полосу в прямом соответствии с набором Нох-белков, которые в них работают

(Iimura, Pourquié, 2007). Пространственная коллинеарность задается в этой системе через темпоральную. Это единственная известная модель, в которой целостность кластера, темпоральная коллинеарность и пространственная упорядоченность Нох-транскрипции функционально связаны воедино для реализации основной функции Нох-кластера – ранней регионализации переднезадней оси тела.

Между целостностью кластера и темпоральной коллинеарностью существует зависимость. В случае, если кластер разорван или атомизирован, темпоральная коллинеарность исчезает (Seo et al., 2004). Из этого правила есть единственное исключение – у полихеты *Capitella* разорванный кластер сохраняет темпоральную коллинеарность (Frobisius et al., 2008). С другой стороны, целостный кластер не гарантирует темпоральную коллинеарность транскрипции, что хорошо видно на примере первичноротых (*Tribolium*, *Scallop*) и вторичноротых (*Saccoglossus*) (Shippy et al., 2008; Wang et al., 2017; Agonowicz, Lowe, 2006; Freeman et al., 2012).

Недавно была сделана плодотворная попытка переосмыслить это явление (Wang et al., 2017). Согласно новой гипотезе, у беспозвоночных животных кластер делится на небольшие смежные группы Нох-генов, каждая из которых демонстрирует собственную темпоральную коллинеарность (subcluster-level temporal colinearity (STC)), с лидирующими генами (leading genes), расположенными 3' по отношению к остальным генам субкластера. Целостность кластера при этом не существенна. На примере нереидных полихет и моллюсков оказано, что ранняя транскрипция лидирующих генов детектируется в широких пространственных доменах эмбриона и перекрывает всю переднезаднюю ось (Kulakova et al., 2007; Wang et al., 2017). Важно, что лидирующие гены субкластеров принадлежат к паралогическим группам PG1, PG4, PG6/8 и PG9/14, и это хорошо укладывается в представление об анцестральном наборе Нох-генов на уровне UrBilateria. Субкластеры сформировались у P/D-предка за счет того, что новые Нох-гены (PG5, потомки PG6/8 и PG9/14) возникли путем дупликации предковых генов UrBilateria и вместе с ними попали под общий регуляторный контроль. У позвоночных темпоральная коллинеарность распространяется на все гены Нох-кластера (whole-cluster temporal colinearity (WTC)) (Wang et al., 2017) и появилась вторично. Не исключено, что именно утрата внутрикластерных контролеров локальной коллинеарности позволила челюстноротым позвоночным консолидировать кластеры. Переходный этап этого процесса виден у бесчелюстных рыб, чьи кластеры большие, но для них также характерна WTC (Pascual-Anaya et al., 2018).

Гипотеза STC хорошо объясняет «сбой» линейной темпоральной коллинеарности Нох-транскрипции у самых разных Bilateria, как с целыми, так и с разорванными кластерами (Wang et al., 2017). Кроме того, она связывает особенности функционирования Нох-кластера с эволюцией его структу-

ры. Открытым остается вопрос о причинах, по которым кластеры все же сохраняют целостность вне линии позвоночных. Не ясно также, почему в тех случаях, когда кластеры разорваны, места разрывов обычно пролегают не по границам субкластеров. Сами авторы отмечают, что темпоральная коллинеарность у полихеты *Capitella* больше похожа на WTC, чем на STC (Wang et al., 2017). Вероятно, общая картина сложнее, чем следует из этого обобщения. У позвоночных коллинеарность, в том числе темпоральная, реализуется за счет альтернативных механизмов в производных мезодермы и эктодермы (Durstun, Zhu, 2015). Экспрессия Нох-генов принципиально различается у ювенильных полихет и их сегментированных личинок (Frobius et al., 2008; Kulakova et al., 2007; Bakalenko et al., 2013). Появились эти механизмы в разных эволюционных линиях независимо или были унаследованы от общего предка, пока не ясно.

Итак, пространственная и темпоральная коллинеарность в работе Нох-кластера уже существовали на уровне P/D-предка, но детали и механизмы этого предкового состояния остаются в тени. Прямая связь между физической сцепленностью генов, временем их активации и пространственной коллинеарностью экспрессии отмечена только у позвоночных при формировании осевой мезодермы. Эта ситуация, с высокой вероятностью, вторична. Создается впечатление, что предковый кластер содержал регуляторные элементы, слабо консолидирующие его в единую векторную систему. В линии позвоночных этот уровень регуляции мог постепенно приобрести доминирующее значение, тогда как у остальных Bilateria он был утрачен или дивергировал, уступив первенство другим механизмам контроля.

ПОЗИЦИЯ В РЕГУЛЯТОРНОЙ ИЕРАРХИИ

Генная регуляторная сеть (GRN; Gene Regulatory Network) – разветвленный, иерархически организованный алгоритм, по которому реализуется морфогенетическая программа. Судьба эмбриона «записана» в cis-регуляторных сайтах важных для развития генов и дифференциальная работа этого регуляторного генома зависит от белковых факторов транскрипции (TFs) и эпигенетического бэкграунда. Локальный репертуар TFs определяет, какие из cis-сайтов будут задействованы, какие гены будут активированы в следующий момент времени и, в конечном счете, какие типы дифференцировок произойдут в данном пространственном домене (Erwin, Davidson, 2009).

Развитие начинается с высокоуровневых регуляторов, которые распределены в яйце или зиготе анизотропно. Это материнские иРНК факторов транскрипции, сами TFs, лиганды и мессенджеры сигнальных путей (Dorsal, Bicoid, Caudal, Wnt-лиганды и рецепторы, b-катенины, BMP, FGF, Dpp, Otx и т. д.). Они осуществляют первичную разметку тела, т. е. устанавливают координатные оси будущего эмбриона, и инициируют работу генов следующего иерархического яруса – генов-регионализаторов (Gap-genes,

twist, snail, ParaHox, Hox, NK, и т. д.). Эти гены (их белки) подразделяют эмбрион на пространственные домены в границах первичной разметки.

Нох-гены билатеральных животных осуществляют регионализацию переднезадней оси на этапе гастрюляции. Упорядоченная осевая экспрессия Нох-генов приводит к появлению дискретных пространственных доменов в теле эмбриона, которые различаются наборами генов-мишеней, подконтрольных Нох-белкам. Принципиально, что среди этих мишеней находятся гены TFs, работающие в узлах регуляторных контуров конкретных GRNs, необходимых для формирования данной части зародыша. Как правило, в каждом таком суб-контуре (GRN sub-circuit) от 3 до 8 TFs и они осуществляют *спецификацию* зачатка (Erwin, Davidson, 2009; Peter, Davidson, 2011).

GRN сложно устроенного зачатка состоит из нескольких регуляторных ярусов, которые последовательно регионализуют клеточную территорию на отдельные домены, а затем эти домены специфицируют. Таким способом, к примеру, первичное поле конечности тетрапод подразделяется на стилоподий, зигоподий и автоподий, в каждом из которых снова происходит регионализация и спецификация. Автоподий подразделяется на территорию пясти и пальцев, а территория каждого пальца на территорию дистальной, средней и проксимальной фаланги. Каждый из пальцев специфицируется благодаря уникальной комбинации сигнальных молекул и транскрипционных факторов. Последний уровень GRN – *дифференцировочные батареи генов* (differentiation gene batteries; DGB). Это тканеспецифичные гены (например, гены ответственные за синтез кератина в эпидермисе ногтевого ложа), под общим регуляторным контролем небольшого набора транскрипционных факторов (Peter, Davidson, 2011).

В простой GRN, которая управляет развитием личиночного скелета у плутеуса морского ежа, координатные и регионализующие гены (Wnt, Pmar, SoxB1) отделены всего одним-двумя ярусами генов-спецификаторов (Alex1, Tbr → erg, hex, dri, foxB) от тканеспецифичных структурных генов (кадгерин, фиколин и т. д.) (Oliveri et al., 2003; Peter, Davidson, 2009).

Особенность Нох-генов в том, что они работают у позвоночных, членистоногих и, по-видимому, также у полихет сразу на нескольких уровнях GRNs (Peter, Davidson, 2011). На первом уровне весь кластер Нох-генов работает как молекулярный вектор для регионализации переднезадней оси. На следующем уровне отдельные Нох-гены и их комбинации работают как переключатели (switches) регуляторных суб-контуров (sub-circuit), контролирующих формирование конкретных зачатков (сегментов, частей тела, внутренних органов, имагинальных дисков и т. д.). Именно в качестве переключателей Нох-гены изучены лучше всего, поскольку гомеозисные трансформации – это сбой в выборе программы спецификации между серийно-гомологичными структурами, например, сегментами. Кроме того, Нох-гены вовлечены в тонкий контроль процесса дифференцировки,

модулируя уровень транскрипции сотен различных генов. Белок Ubx у *Drosophila* не только переключает морфогенетическую программу крыла на программу гальтеры путем репрессии нескольких ключевых генов. Оказалось, что он контролирует в зачатке гальтеры почти тысячу мишеней, среди которых гены метаболических и сигнальных путей, гены цитоскелета и клеточной адгезии, структурные кутикулярные гены и гены, отвечающие за рост и пролиферацию (Pavlopoulos, Akam, 2011). Трудно представить морфогенетическую программу, обделенную влиянием Нох-регуляторов. Циклопический охват мишеней говорит о том, что Нох-белки очень легко их находят.

К сожалению, общность архитектуры GRNs у модельных Protostomia и Deuterostomia не позволяет с уверенностью говорить об уровне организации их общего предка. В частности потому, что Нох-гены легко меняют позицию в регуляторной иерархии и легко вовлекаются в коопции. В линии членистоногих происходили последовательные дубликации и превращения гена *Hox3* в *zen*, а затем в *bicoid* – координатный ген, работающий на более высоком уровне регуляторной иерархии, чем остальные Нох-гены (Stauber et al., 2002). Напротив, постериорный Нох-ген спиральных животных *Post1* оказался в самом низу регуляторной иерархии и занят спецификацией клеток в щетинконосных мешках у полихет и брахиопод (Kulakova et al., 2002; Schiemann et al., 2017). Эту функцию *Post1* приобрел, по меньшей мере, на уровне последнего общего предка Annelida и Brachiopoda. Поскольку нет никакой информации о его Нох-подобной экспрессии у современных Lophotrochozoa, остается неясным, была ли у этого гена какая-то Нох-подобная функция. Картина осложняется тем, что менять позицию в регуляторной иерархии могут не только отдельные Нох-гены, но и Нох-кластеры целиком. В случае аппендикулярии *Oikopleura* и нематоды *C. elegans* это коррелирует с линейной спецификацией клеток, упрощением архитектуры GRNs и выпадением целых регуляторных ярусов (Seo et al., 2004; Cowing, Kenyon, 1996; Peter, Davidson, 2011). Линейная спецификация клеток в эмбриогенезе не требует регионализующей функции Нох-кластера.

Самые захватывающие эволюционные преобразования в Нох-зависимых GRNs описаны у животных из эволюционной ветви Lophotrochozoa. Известно, что нерейдные полихеты *Alitta (Nereis) virens* и *Platynereis dumerilii* используют гены Нох-кластера для регионализации тела сегментированной личинки на уровне эктодермальных и мезодермальных производных, а также для координированного постларвального роста и регенерации (Kulakova et al., 2007; Bakalenko et al., 2013; Novikova et al., 2013; Kulakova et al., 2017). Напротив, пиявки используют Нох-гены в позднем эмбриогенезе, почти исключительно для спецификации нервных ганглиев (Martindale, Shankland, 1997). Этап Нох-зависимой ранней регионализации полностью выпал из их онтогенеза. Связующим звеном между

этими крайними состояниями является стратегия, которую использует полихета *Capitella capitata* (Frobies et al., 2008). Эта полихета при помощи Нох-генов регионализует тело сложной, многосегментной личинки, а у ювенильного червя сохраняет Нох-транскрипцию только в нервной системе. Удивительно, но важнейший этап в построении тела билатерального животного может бесследно исчезнуть вместе с редукцией личиночной стадии. Еще более широкий спектр вариаций в использовании Нох-генов демонстрируют моллюски. У *Gastropoda* и *Cephalopoda* (подтип *Conchifera*) гены Нох-кластера кооптированы в морфогенетические программы всех структур, которые определяют облик этого подтипа. Эти моллюски отказались от упорядоченной осевой регионализации тела за счет Нох-вектора, но сохранили позицию Нох-генов на высоких уровнях GRNs. Это позволило им сформировать совершенно новые структуры: мантию, велум, раковину, звездчатые (стеллярные) ганглии, сифон, венчик щупалец, метабрахимальные пузырьки, буккальный венчик и фотофор (Hinman et al., 2003; Lee et al., 2003; Samadi, Steiner, 2010). Колинеарность экспрессии Нох-генов сохраняется у *Gastropoda* и *Cephalopoda* исключительно на уровне нервной системы. Примечательно, что Нох-гены не экспрессируются, или экспрессируются на очень низком уровне, в мезодерме изученных *Conchifera*. Напротив, у моллюска *Acanthochitona crinita* (*Polyplacophora* из подтипа *Aculifera*) описана эмбриональная колинеарная транскрипция Нох-генов во всех зародышевых листках (Fritsch et al., 2015). У брахиопод ранняя колинеарная экспрессия Нох-генов отмечена только при формировании мезодермы, тогда как эктодермальная экспрессия связана с морфогенезом раковины и щетинконосных мешков (Schiemann et al., 2017).

Вероятно, ранняя осевая регионализация на уровне эктодермальных и мезодермальных производных уже существовала у общего предка *Lophotrochozoa*, поскольку мы видим ее у базальных *Annelida* и *Aculifera*. Был ли общий предок *Protostomia* похож на предка *Lophotrochozoa*, пока непонятно. Членистоногие, тихоходки и онихофоры используют Нох-гены для осевой регионализации, но нематоды избрали совсем другой путь. Кроме того, пока нет данных о Нох-генах *Scalidophora* (*Priapulida* и *Kinorhyncha*), которые отделились от общего ствола *Ecdisozoa* раньше остальных линяющих животных и могли сохранить анцестральные черты морфогенетических программ. Как ни странно, но реконструкция предковой GRN в данном случае осложняется не только отсутствием данных по ключевым таксонам, но и появлением совершенно неожиданных новых данных. Оказалось, что коловратки (*Rotifera*) и щетинкочелюстные (*Chaetognatha*) образуют общую кладу *Gnathifera*, сестринскую по отношению к *Platytrchozoa* (*Platyhelminthes* и *Lophotrochozoa*) (Fröbuis, Funch, 2017). Для коловраток, так же как для нематод и тихоходок, свойственна эутелия – постоянство клеточного состава. Их развитие предполагает раннюю спецификацию

клеточных линий и простую GRN. Нох-гены экспрессируются у эмбрионов *Rotifera* только в развивающихся ганглиях нервной системы, с не вполне строгой, но угадываемой осевой упорядоченностью (Fröblius, Funch, 2017). Важно, что Нох-гены продолжают работать в дифференцированных ганглиях взрослых животных и этот факт нельзя недооценивать. Функция, которую выполняют Нох-гены в терминально-дифференцированных нервных клетках *Rotifera* неизвестна, но она связана с поддержанием самого нижнего уровня GRN, на котором работают дифференцировочные генные батареи (DGB). Нижний ярус GRN коловраток может сохранить начальный этап интеркалярной эволюции Нох-генов, когда между Нох-белками и их тканеспецифичными мишенями еще не появились гены-посредники.

Итак, GRNs, в которых участвуют Нох-гены современных *Protostomia* и *Deuterostomia*, имеют самую разнообразную архитектуру. Можно предложить три сценария исходного состояния GRN:

1. *Сложная GRN*. В этом случае, P/D-предок использовал Нох-кластер для ранней регионализации тела вдоль переднезадней оси. У такого предка регуляторная дистанция между Нох-генами и DGB уже была увеличена несколькими уровнями GRN, гены которых последовательно сужали потенциал регуляторных состояний в пределах территории и уточняли ее внутренние границы. Эволюционно-консервативная функция Нох-генов – дифференцировка туловищной нервной системы, возникла у P/D-предка или на предваряющем эволюционном этапе. Этот сценарий хорошо объясняет сходство между сегментированными животными из разных таксонов (членистоногие, полихеты, хордовые) на уровне стратегий использования Нох-генов в развитии и эволюции. Животные с простой архитектурой GRN упростились вторично, сохранив наиболее консервативные элементы прежней сложности (экспрессию в нервной системе).

2. *Простая GRN*. Если P/D-предок имел простую GRN, как у коловраток, нематод и туникат, дистанция между ранними эмбриональными генами и DGB исходно была небольшой. Нох-гены в такой GRN работали на уровне спецификации и дифференцировки. Анцестральная функция Нох-генов – дифференцировка туловищной нервной системы – возникла у P/D-предка. В дальнейшем, путем гетерохронных сдвигов и независимой интеркалярной эволюции, Нох-гены были рекрутированы в процессы раннего развития у представителей трех ветвей *EuBilateria*. В этом случае некоторые из современных животных с простой GRN не упростились вторично, а сохранили предковый уровень регуляторной архитектуры.

3. *Простая + сложная GRN*. Наконец, возможен сценарий, в котором P/D-предок имел одновременно простую и сложную GRNs, и использовал их на разных этапах онтогенеза. В этом случае животные с непрямым типом развития – наследники этой предковой ситуации, а все остальные – вторично утратили какую-то из стадий. Сложность в том, что современные

животные с максимально непрямым типом развития (иглокожие, полихеты, немертины) не используют Нох-гены для построения первичных личинок (Arenas-Mena et al., 2000; Hiebert, Maslakova, 2015). С другой стороны, P/D ancestor мог иметь в онтогенезе не только первичную, но и вторичную Нох-зависимую личинку, подобно современным полихетам.

Исключительно широкий разброс стратегий при использовании Нох-кластера сильно затрудняет выбор сценария для предковой GRN. Попробуем осторожно вычлениить наиболее интересные закономерности:

1. Этап ранней осевой регионализации может исчезнуть (туникаты, пиявки, нематоды), но уровень спецификации или дифференцировочный уровень не теряется. Вероятно, нет животных, у которых ранняя регионализирующая функция Нох-кластера сохранилась бы, а поздняя исчезла.

2. Колинеарность транскрипции в нервной системе сохраняется даже при атомизации Нох-кластера (Cephalopoda), значительной перестройке всей архитектуры GRN (пиявки) и эутелии (Rotifera).

3. Значительные поломки в структуре Нох-кластера коррелируют с утратой ранней осевой регионализации и упрощением GRN (туникаты, пиявки, нематоды).

4. Возможна ранняя не осевая регионализация эмбриона при помощи Нох-генов и она не зависит от целостности кластера (моллюски).

Эти закономерности не помогают ответить на вопрос: какой была предковая GRN – сложной, простой или двухсоставной? Они лишь слегка смещают вероятность в пользу сложной GRN, поскольку предок априори имел целый кластер, а поломки в кластере коррелируют с упрощением GRNs. Путь, который поможет реконструировать регуляторную архитектуру P/D-предка, связан с подробным изучением GRNs современных EuBilateria на уровне общих суб-контуров (sub-circuit), подконтрольных одним и тем же Нох-генам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Albertin C.B., Simakov O., Mitros T. et al.* 2015. The octopus genome and the evolution of cephalopod neural and morphological novelties // *Nature*. V. 524. P. 220–224.
- Arenas-Mena C., Cameron A.R., Davidson E.H.* 2000. Spatial expression of Hox cluster genes in the ontogeny of a sea urchin // *Development*. V. 127. P. 4631–4643.
- Aronowicz J., Lowe C.J.* 2006. Hox gene expression in the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* and the evolution of deuterostome nervous systems // *Integr. comp. biol.* V. 46. P. 890–901.

- Bakalenko N.I., Novikova E.L., Nesterenko A.Y., Kulakova M.A.* 2013. Hox gene expression during postlarval development of the polychaete // *Alitta virens*, *EvoDevo*. V. 4. P. 1–13.
- Barucca M., Canapa A., Biscotti M.A.* 2016. An Overview of Hox Genes in Lophotrochozoa: Evolution and Functionality // *J. dev. biol.* V. 4. P. 1–15.
- Baughman K.W., McDougall C., Cummins S.F.* et al. 2014. Genomic organization of Hox and ParaHox clusters in the echinoderm // *Acanthaster planci*, *genesis*. V. 52. P. 952–958.
- Cowing D., Kenyon C.* 1996. Correct Hox gene expression established independently of position in *Caenorhabditis elegans* // *Nature*. V. 382. P. 353–356.
- De Kumar B., Krumlauf R.* 2016. HOXs and lincRNAs: two sides of the same coin // *Sci. adv.* V. 2. P. 1–7.
- de Rosa R., Grenier J.K., Andreeva T.* et al. 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // *Nature*. V. 399. P. 772–776.
- Dearden P.K., Wilson M.J., Sablan L.* et al. 2006. Patterns of conservation and change in honey bee developmental genes // *Genome res.* V. 16. P. 1376–1384.
- Deschamps J.* 2007. Ancestral and recently recruited global control of the Hox genes in development // *Curr. opin. genet. dev.* V. 17. P. 422–427.
- Duboule D.* 2007. The rise and fall of Hox gene clusters // *Development*. V. 134. P. 2549–2560.
- Durston A.J., Jansen H.J., Wacker S.A.* 2010. Review: time-space translation regulates trunk axial patterning in the early vertebrate embryo // *Genomics*. V. 95. P. 250–255.
- Durston A.J., Zhu K.* 2015. A time space translation hypothesis for vertebrate axial patterning // *Semin. cell. dev. biol.* V. 42. P. 86–93.
- Erwin D.H., Davidson E.H.* 2009. The evolution of hierarchical gene regulatory networks // *Nat. rev. genet.* V. 10. P. 141–148.
- Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M.* et al. 2011. The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals // *Science*. V. 334. P. 1091–1097.
- Ferrier D.E.* 2016. The origin of the Hox/ParaHox genes, the Ghost Locus hypothesis and the complexity of the first animal // *Brief. funct. genomics*. V. 15. P. 333–341.
- Fortunato S.A., Adamski M., Adamska M.* 2015. Comparative analyses of developmental transcription factor repertoires in sponges reveal unexpected complexity of the earliest animals // *Mar. genomics*. V. 24. P. 121–129.
- Fortunato S.A., Adamski M., Ramos O.M.* et al. 2014. Calcisponges have a ParaHox gene and dynamic expression of dispersed NK homeobox genes // *Nature*. V. 514. P. 620–623.
- Freeman R., Ikuta T., Wu M.* et al. 2012. Identical genomic organization of two hemichordate hox clusters // *Curr. biol.* V. 22. P. 2053–2058.
- Fritsch M., Wollesen T., de Oliveira A.L., Wanninger A.* 2015. Unexpected co-linearity of Hox gene expression in an aculiferan mollusk // *BMC Evol. biol.* V. 15. P. 1–17.

- Frobius A.C., Funch P.* 2017. Rotiferan Hox genes give new insights into the evolution of metazoan bodyplans // *Nat. commun.* V. 8. P. 1–10.
- Frobius A.C., Matus D.Q., Seaver E.C.* 2008. Genomic organization and expression demonstrate spatial and temporal Hox gene colinearity in the Lophotrochozoan *Capitella* sp. I // *PLoS ONE*. V. 3. P. 1–17.
- Garcia-Fernandez J., Holland P.W.H.* 1994. Archetypal organization of the amphioxus Hox gene cluster // *Nature*. V. 370. P. 563–566.
- Gonzalez F., Duboule D., Spitz F.* 2007. Transgenic analysis of *Hoxd* gene regulation during digit development // *Dev. Biol.* V. 306 P. 847–859.
- Hiebert L.S., Maslakova S.A.* 2015. Hox genes pattern the anterior-posterior axis of the juvenile but not the larva in a maximally indirect developing invertebrate, *Micrura alaskensis* (Nemertea) // *BMC Biol.* V. 13. P. 1–12.
- Hinman V.F., O'Brien E.K., Richards G.S., Degnan B.M.* 2003. Expression of anterior Hox genes during larval development of the gastropod *Haliotis asinina* // *Evol. and dev.* V. 5. P. 508–521.
- Hueber S.D., Rauch J., Djordjevic M.A.* et al. 2013. Analysis of central Hox protein types across bilaterian clades: on the diversification of central Hox proteins from an Antennapedia/Hox7-like protein // *Dev. Biol.* V. 383. P. 175–185.
- Imura T., Pourquie O.* 2007. Hox genes in time and space during vertebrate body formation // *Dev. growth differ.* V. 49. P. 265–275.
- King N., Westbrook M.J., Young S.L.* et al. 2008. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans // *Nature*. V. 451. P. 783–788.
- Kulakova M., Bakalenko N., Novikova E.* et al. 2007. Hox gene expression in larval development of the polychaetes *Nereis virens* and *Platynereis dumerilii* (Annelida, Lophotrochozoa) // *Dev. gen. evol.* V. 217. P. 39–54.
- Kulakova M.A., Bakalenko N.I., Novikova E.L.* 2017. Early mesodermal expression of Hox genes in the polychaete *Alitta virens* (Annelida, Lophotrochozoa) // *Dev. genes. evol.* V. 227. P. 69–74.
- Kulakova M.A., Kostyuchenko R.P., Andreeva T.F., Dondua A.K.* 2002. The abdominal-B-like gene expression during larval development of *Nereis virens* (polychaeta) // *Mech. dev.* V. 115. P. 177–179.
- Larroux C., Fahey B., Degnan S.M.* et al. 2007. The NK homeobox gene cluster predates the origin of Hox genes // *Curr. Biol.* V. 17. P. 706–710.
- Lee P.N., Callaerts P., de Couet H.G., Martindale M.Q.* 2003. Cephalopod Hox genes and the origin of morphological novelties // *Nature*. V. 424. P. 1061–1065.
- Leininger S., Adamski M., Bergum B.* et al. 2014. Developmental gene expression provides clues to relationships between sponge and eumetazoan body plans // *Nat. Commun.* V. 5. P. 1–15.
- Maeda R.K., Karch F.* 2009. The bithorax complex of *Drosophila* an exceptional Hox cluster // *Curr. top dev. Biol.* V. 88. P. 1–33.

- Martindale M.Q., Shankland M.* 1997. Conserved anterior boundaries of Hox gene expression in the central nervous system of the leech *Helobdella* // *Dev. Biol.* V. 190. P. 284–300.
- Mehta T.K., Ravi V., Yamasaki S.* et al. 2013. Evidence for at least six Hox clusters in the Japanese lamprey (*Lethenteron japonicum*) // *PNAS.* V. 110. P. 16044–16049.
- Mendivil Ramos O., Barker D., Ferrier D.E.* 2012. Ghost loci imply Hox and ParaHox existence in the last common ancestor of animals // *Curr. Biol.* V. 22. P. 1951–1956.
- Novikova E.L., Bakalenko N.I., Nesterenko A.Y., Kulakova M.A.* 2013. Expression of Hox genes during regeneration of nereid polychaete *Alitta (Nereis) virens* (Annelida, Lophotrochozoa) // *Evodevo.* V. 4. P. 1–15.
- Oliveri P., Davidson E.H., McClay D.R.* 2003. Activation of *pmar1* controls specification of micromeres in the sea urchin embryo // *Dev. Biol.* V. 258. P. 32–43.
- Pang K., Ryan J.F.* 2010. NISC Comparative Sequencing Program, Mullikin J.C., Baxeavanis A.D., Martindale M.Q. Genomic insights into Wnt signaling in an early diverging metazoan, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Evodevo.* V. 1. P. 1–15.
- Pascual-Anaya J., D'Aniello S., Kuratani S., Garcia-Fernández J.* 2013. Evolution of Hox gene clusters in deuterostomes // *BMC Dev. Biol.* V. 13. P. 1–14.
- Pascual-Anaya J., Sato I., Sugahara F.* et al. 2018. Hagfish and lamprey Hox genes reveal conservation of temporal colinearity in vertebrates // *Nat. ecol. evol.* V. 2. P. 859–866.
- Pavlopoulos A., Akam M.* 2011. Hox gene *Ultrabithorax* regulates distinct sets of target genes at successive stages of *Drosophila* haltere morphogenesis // *PNAS.* V. 108. P. 2855–2860.
- Peter I.S., Davidson E.H.* 2011. Evolution of gene regulatory networks controlling body plan development // *Cell.* V. 144. P. 970–985.
- Peter I.S., Davidson E.H.* 2009. Modularity and design principles in the sea urchin embryo gene regulatory network // *FEBS Lett.* V. 583. P. 3948–3958.
- Samadi L., Steiner G.* 2010. Expression of Hox genes during the larval development of the snail, *Gibbula varia* (L.) – further evidence of non-colinearity in mollusks // *Dev. gen. evol.* V. 220. P. 161–172.
- Schiemann S.M., Martín-Durán J.M., Borve A.* et al. 2017. Clustered brachiopod Hox genes are not expressed collinearly and are associated with lophotrochozoan novelties // *PNAS.* V. 114. P. 1913–1922.
- Seo H.C., Edvardsen R.B., Maelandi A.D.* et al. 2004. Hox cluster disintegration with persistent anteroposterior order of expression in *Oikopleura dioica* // *Nature.* V. 431. P. 67–71.
- Shippy T.D., Ronshaugen M., Cande J.* et al. 2008. Analysis of the *Tribolium* homeotic complex: insights into mechanisms constraining insect Hox clusters // *Dev. genes. evol.* V. 218. P. 127–139.
- Simakov O., Marletaz F., Cho S.J.* et al. 2013. Insights into bilaterian evolution from three spiralian genomes // *Nature.* V. 493. P. 526–531.
- Smith F.W., Boothby T.C., Giovannini I.* et al. 2016. The compact body plan of Tardigrades Evolved by the Loss of a Large Body Region // *Curr. Biol.* V. 26. P. 224–229.

- Spitz F., Gonzalez F., Duboule D.* 2003. A global control region defines a chromosomal regulatory landscape containing the HoxD cluster // *Cell*. V. 113. P. 405–417.
- Stauber M., Prell A., Schmidt-Ott U.* 2002. A single Hox3 gene with composite bicoid and zerknullt expression characteristics in non-Cyclorrhaphan flies // *PNAS*. V. 99. P. 274–279.
- Wang S., Zhang J., Jiao W.* et al. 2017. Scallop genome provides insights into evolution of bilaterian karyotype and development // *Nat. ecol. evol.* V. 1. P. 1–12.
- Yekta S., Tabin C.J., Bartel D.P.* 2008. MicroRNAs in the Hox network: an apparent link to posterior prevalence // *Nat. rev. genet.* V. 9. P. 789–796.

Evolutionary trends in the use of HOX genes cluster: whether common genes according to the general rules?

M.A. Kulakova

The concept of Hox genes and vision on their work was formed in the study of classical model animals belonging to the lines of Ecdysozoa (*Drosophila*, *Tribolium*, *Caenorhabditis*) and Deuterostomia (mouse, chicken, *Xenopus* and zebrafish). Later the repertoire of models was expanded by Spiralia (mollusks, polychaetes, brachiopods, rotifers) and every year it continues to replenish by animals with an intriguing phylogenetic position or interesting development programs. Collected data is enough to search for ancestral genes, basing on similarities and differences in the HOX genes use strategy, i.e. unaltered characteristics of the different taxa representatives, and to make a one more try to reconstruct EuBilateria.

УДК 563.61

АРХИТЕКТОНИКА И ПРОМОРФОЛОГИЯ МЕТАЗОА КАК ОСНОВА РЕКОНСТРУКЦИИ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА ВЫМЕРШИХ ТАКСОНОВ

С.В. Рожнов

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

Архитектоника изучает разделение тела животного на модулярные структуры, в той или иной степени автономные в своем онтогенетическом и филогенетическом развитии. Тем самым она позволяет выявить ключевые моменты в онтогенезе многих ископаемых таксонов. Проморфология, изучая симметрию взаимного расположения модулярных структур организма и ее эволюцию, вместе с анализом архитектуры, позволяет прояснить эволюцию онтогенеза в реальном геологическом времени и тем самым сближает палеонтологию и биологию развития. Применение этого подхода к иглокожим позволило показать наличие торсионного процесса в онтогенезе всех пельматозоа и у солют среди «карпозоа», и отсутствие этого процесса у стилофор. Анализ архитектуры и проморфологии палеозойских четырехлучевых кораллов (*Rugosa*) выявил соотношение орально-аборальной и дорсо-вентральной осей их личинки с орально-аборальной и директивной осями развивающегося из них полипа. Это доказывает первичность билатеральной симметрии **Anthozoa**, а, возможно, и всех *Cnidaria* по отношению к их радиальной симметрии.

Ключевые слова: Bilateria, symmetry, Echinodermata, Cnidaria, Rugosa, promorphology, modularity, body plan.

1. ВВЕДЕНИЕ

Понимание происхождения высших таксонов многоклеточных животных является важной комплексной задачей палеонтологии, биологии развития (включающей собственно эмбриологию), сравнительной анатомии и молекулярной генетики. Все признаки взрослого организма формируются в течение онтогенеза. Следовательно, все эволюционные преобразования фенотипа обусловлены изменениями в онтогенетическом процессе. Имен-

но поэтому сравнительная анатомия в своих исследованиях, как отметил в известном двухтомнике В.В. Беклемишев (1964), изучает не только конечную взрослую стадию, но и весь жизненный цикл организма. Для многих вымерших таксонов такой комплексный подход сильно ограничен или вообще невозможен. Несмотря на то, что только палеонтология может показать достоверность филогенетических событий, располагая их в реальном геологическом времени, для убедительных филогенетических построений она должна опираться в своих заключениях на возможность существования у вымерших таксонов тех или иных морфогенетических процессов и последовательность их появления в онтогенезе, выявляемых у ныне существующих животных.

Поэтому палеонтология тоже пытается получить данные по эволюции онтогенеза, используя для его реконструкции возрастные изменения скелета и аберрантные формы. Но этого явно недостаточно для детальной реконструкции онтогенетического процесса у ископаемых форм и уверенного обоснования эволюции онтогенеза. В преодолении противоречий между возможностями неонтологических и палеонтологических исследований на помощь приходят разработанные методы эволюционной биологии развития и сравнительной анатомии. Для палеонтологических исследований онтогенеза оказалось плодотворным связать воедино метод изучения взаимного расположения частей организма, который Беклемишев (1964) назвал архитектурой, и данные о ключевых моментах онтогенетического развития, представления о которых известны еще со времен Карла Бэра. Ключевые процессы онтогенеза тесно связаны с понятием об узловых моментах развития, как их называл Л.В. Белоусов (2005), или филотипических стадиях развития (Sander, 1983; обзор Galls, Sinervo, 2003). Оба эти понятия обозначают такую консервативную стадию развития, когда все члены одного типа или другого высшего таксона очень сходны между собой. Некоторые из узловых моментов индивидуального развития отвечают характеристике плана строения того или иного ископаемого таксона. В этом случае появляется возможность охарактеризовать уровень организации и филогенетическую принадлежность этого таксона.

Без прохождения ключевых стадий развития невозможен дальнейший нормальный онтогенез, так как они в значительной степени определяют план строения взрослого животного. Наличие или отсутствие узловых и ключевых процессов в онтогенезе вымерших ископаемых форм можно определить по строению взрослых форм. Этот подход органически вливается в современную эволюционную биологию развития (evo-devo). Несмотря на то, что эволюционная биология развития первоначально была определена более узко, как эволюция онтогенетических процессов и их механизмов, фактически она расширилась до уровня комплексной науки о происхождении и эволюции морфологического разнообразия, прежде всего высших

таксонов многоклеточных организмов (Hall, Olson, 2003). Таким образом, данная статья посвящена разработке одного из методов эволюционной биологии развития, позволяющего связать архитектонику, проморфологию и ключевые моменты эволюции онтогенеза в единую систему, что дает возможность обосновать план строения и уровень организации таксонов, в том числе и вымерших, и тем самым заложить основу для реконструкции их филогенеза. Ядро этого метода составляет анализ архитектоники животных, методика которого была разработана Беклемишевым (1964), но должна быть дополнена современными представлениями о модулярности признаков и формирующих их онтогенетических процессов.

2. АРХИТЕКТОНИКА И МОДУЛЯРНОСТЬ

Архитектонику В.Н. Беклемишев (1964) определил как изучение взаимного расположения и взаимосвязи, прежде всего морфогенетической, частей животного, составляющих целый организм. Ее главным методом он назвал проморфологию – анализ симметрии организмов. Оба эти термина Беклемишев (1964) заимствовал у Э. Геккеля (Haeckel, 1866), придав им ясный и конкретный смысл. Термин архитектоника происходит от соединения двух слов древнегреческого языка: ἀρχή (archi) – главный и τεκτον (tekton) – строить, возводить, что в прямом переводе означает «главное устройство» (или основное строение), а проморфология происходит от др.-греч. πρό (pró) – перед, до, μορφή – «форма» и λόγος – «слово, учение».

Выделение частей организма производится не произвольно, а на основании их некоторой морфогенетической обособленности, то есть на обладании модулярными свойствами. Действительно, тело многоклеточных животных состоит из взаимосвязанных частей, в той или иной степени автономных в своем онтогенетическом развитии. Эти части принято называть модулями, а процессы их формирования – модулярными (Rozhnov, 2015). Выявление частей животного с модулярными свойствами – основа изучения архитектоники.

Таким образом, архитектоника изучает разделение организма на составляющие его модули, а проморфология анализирует симметрию их взаимного расположения.

3. ПРОМОРФОЛОГИЯ КАК ИССЛЕДОВАНИЕ СТАНОВЛЕНИЯ СИММЕТРИИ ОРГАНИЗМА

Симметрия тела животных весьма разнообразна и представлена билатеральной (симметрией отражения), радиальной (поворотной), метамерной (трансляционной) и часто их сочетанием в разных модификациях, включая и спиральную симметрию. Но каждый из этих типов симметрии может формироваться разными путями. Поэтому задача проморфологии не только выявить симметрию взаимного расположения частей организма, но и показать пути ее формирования в онтогенезе и филогенезе, и уже на этой основе сравнивать симметрию разных групп организмов. Сравнение путей

формирования симметрии у животных разных групп требует изучения их онтогенеза, что по понятным причинам весьма затруднено для ископаемых форм. Тем не менее, некоторые возможности для этого есть и у палеонтологии (обзор см. Исаева и др., 2013). Наиболее важные из них тесно связаны с анализом архитектоники.

4. АРХИТЕКТОНИКА METAZOA КАК ОТРАЖЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ МОМЕНТОВ ОНТОГЕНЕЗА

Строение взрослого животного, его фенотип, есть результат его онтогенеза. Наиболее важные черты фенотипа составляют планы строения животного на том или ином таксономическом уровне. Эти архетипические черты обусловлены модулярными онтогенетическими процессами, являющиеся ключевыми при формировании плана строения. Наиболее ярко и отчетливо эти черты и формируемые ими планы строения выражены на уровне типов или таксонов более высокого ранга (Valentine, 2004), так как их формирование в онтогенезе представляет собой фактически «разметку» морфологии тела будущего взрослого животного. Но проявляются они и на уровне высших таксонов менее высокого ранга, вплоть до уровня семейств (Рожнов, 2010). На планы строения таксонов уровня отрядов и семейств обращают меньше внимания, так как совокупность их признаков формируется обычно уже при органогенезе и поэтому более разрозненна и менее четко выражена. При таком подходе в одном организме выделяется несколько планов строения, отражающих иерархическую структуру таксона. Поэтому план строения присущ не только типам животных, но и всем остальным высшим таксонам разного уровня (Рожнов, 2011). Другими словами, в онтогенезе каждого животного формируется иерархия планов строения, которая в идеале соответствует иерархической таксономической системе положения в ней исследуемого животного. При формировании план строения таксона более низкого ранга как в индивидуальном, так и в историческом развитии не замещает план строения высшего таксона, а накладывается на него. Соответственно, у ключевых онтогенетических процессов наблюдается определенная последовательность в их появлении, хотя и нередко смазанная в ходе эволюции онтогенеза из-за различного рода гетерохроний. Тем не менее, она в той или иной степени отражает последовательность появления производных фенотипических признаков в филогенезе и тем самым создает иерархию признаков, обусловленную их происхождением. Это позволяет реконструировать ключевые моменты онтогенетического развития ископаемых вымерших высших таксонов, анализируя их архитектонику на основе сравнения с онтогенезом родственных современных форм. Этот метод выявления ключевых моментов онтогенеза у ископаемых таксонов хорошо дополняется изучением возрастной изменчивости и анализом аберрантных форм.

4.1. Возрастная изменчивость служит для реконструкции позднего онтогенеза

С помощью этого метода удастся восстановить преимущественно последние онтогенетические стадии развития, заключающиеся в изменении пропорций тела и позволяющие обычно выявить родственные связи видов (Rozhnov, Mirantsev, 2014). Но в некоторых случаях удастся выявить последовательность формирования элементов скелета, позволяющую связать между собой таксоны на уровне родов, семейств и даже отрядов. Классическим хорошо разработанным примером этого могут служить аммониты (Руженцев, 1960; Leonova, 2017) и многие другие работы, или брюхоногие моллюски (Parkhaev, 2017). Известны подобные исследования и на криноидеях. Ю.А. Арендт (1970) проделал тонкую работу по изучению появления радиальных табличек у гипокринидных криноидей из пермских отложений Приуралья, а Севастопуло у морских гомокринидных криноидей (Sevastopulo, Lane, 1988).

Изучая индивидуальную изменчивость теки *Cranocrinus praestans* от самого маленького экземпляра, высотой 1.4 мм до нормального, высотой 3.8 мм, Арендт (1970) детально зарисовал и описал основные стадии изменения в строении теки. Из его описаний и рисунков можно сделать следующие выводы об онтогенезе этого вида, важные для понимания онтогенеза ископаемых криноидей в целом:

1) на самой ранней изученной стадии инфрабазальные, базальные и оральные таблички образуют полностью закрытую капсулу (рис. 1,а, б). Наличие свода плотно соединенных оральных табличек подтверждает, что зачатки рук, как и у современных криноидей, формируются в закрытой вестибулярной полости, свод которой прикрыт плотно сочлененными оральными табличками (Rozhnov, 2017a, b).

2) Пространственное соотношение орального венчика, с одной стороны, с базальным и инфрабазальным, с другой, на ранних стадиях отличается от их расположения у взрослого организма на 36 градусов, так как базали сначала располагаются под швом между оральными, т. е. радиально (рис. 1).

3) Гидропора появляется на ранней стадии примерно в центре оральной таблички, которая у взрослых экземпляров обозначается как CD (рис. 1,в)

4) Анальное отверстие появляется немного раньше гидропоры под швом между оральными табличками BC и CD, то есть в радиусе C (рис. 1,б).

5) На следующей стадии (рис. 1,в) на правом плече базальной CD появляется радиальная табличка С непосредственно под швом между оральными табличками DC и CD. Анальное отверстие при этом немного смещается по часовой стрелке.

6) Последовательно появляются остальные радиальные таблички: сначала D, затем B, после нее E, и последней появилась радиальная А. Разви-

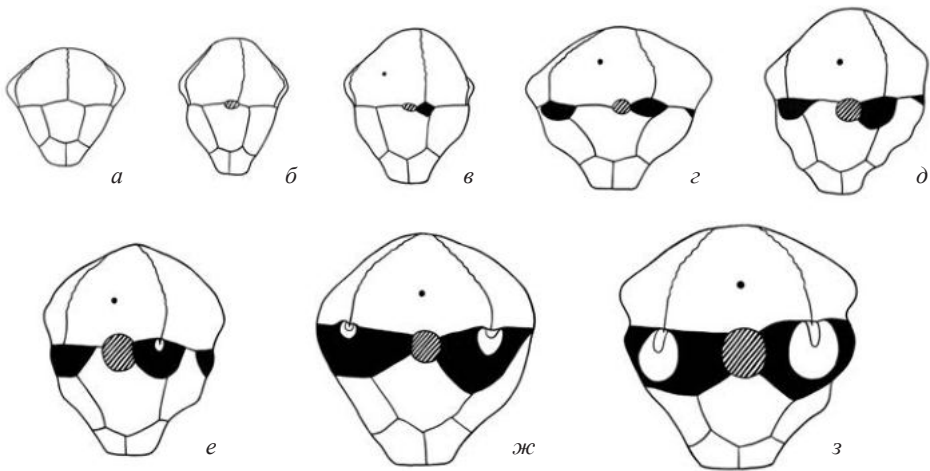


Рис. 1. Возрастная изменчивость теки гипокринидной морской лилии *Cranocrinus praestans*, позволяющая реконструировать онтогенетические стадии ее развития. Показана тека сбоку (анальный интеррадиус CD). Радиальные таблички зачернены, анальное отверстие – штриховка. Гидропора показана черной точкой на оральной CD (по: Арендт, 1970, с изменениями).

тие фасеток на них происходило в той же последовательности (рис. 1,з-з).

7) Радиали появлялись сначала на правом плече соответствующих базалей, но четко под швом между оральными табличками, то есть сразу там, где из вестибулярной полости, судя по современным морским лилиям, выходят наружу зачатки амбулакральных каналов. По мере появления радиалей и объединения их в венчик, базальные таблички разрастались преимущественно правой стороной и базальный венчик вместе с инфрабазальным поворачивался по часовой стрелке на 36 градусов. В результате базали у взрослых экземпляров стали чередоваться с радиальными, занимая интеррадиальное положение (рис. 1).

Таким образом, изучение возрастной изменчивости у палеозойских гипокринид подтверждает древность и фундаментальное значение для криноидей в целом некоторых ключевых моментов онтогенеза, известных у современных морских лилий. В первую очередь это касается формирования оральных табличек, полностью прикрывающих свод вестибулума, и формирования зачатков рук в закрытой вестибулярной полости. Не менее важно появление перипрокта в радиусе С и его смещение в течение онтогенеза в один интеррадиус с гидропорой. Это помогает правильно идентифицировать плоскости симметрии билатеральной личинки и пентарадиальной взрослой криноидеи (Rozhnov, 2017,b).

Другой пример реконструкции онтогенеза связан с изучением возрастной изменчивости чашечек *Homocrinus*, детально проведенным Севасто-

пуло и Лейном (Sevastopulo, Lane, 1988). Оно позволило подтвердить происхождение пизокринид от гомокринидных криноидей (Рожнов, 1981) и составить схему преобразования арранжировки гомокринидной чашечки в пизокринидную в результате педоморфоза (Rozhnov, 2007).

4.2. Аберрантные формы являются маркерами онтогенетических событий

Изучение аберрантных форм, выявляемых на разных таксономических уровнях, от внутривидовой изменчивости до уровня семейств и даже выше, дает возможность выявить наличие ключевых моментов в более глубоком онтогенезе. Например, анализ аберраций искривления теки и стебля на разных таксономических уровнях, от индивидуальной изменчивости криптокринидных и рипидоцистидных эокриноидей, до многих таксонов паракриноидей и надсемейства кальцеокринацей среди криноидей доказал наличие в онтогенезе всех пельматозойных иглокожих торсионного процесса. Само существование таких аберраций с искривленной текой хорошо объясняется педоморфной задержкой или переразвитием торсионного процесса (Rozhnov, 2012).

4.3. Анализ архитектуры позволяет выявить и структурировать ключевые события онтогенеза животных на высоком таксономическом уровне

Анализ архитектуры таксонов ископаемых животных, как и изучение аберрантных форм, позволяет реконструировать их ключевые онтогенетические события, используя данные по онтогенезу наиболее родственных современных представителей. Этот подход использовался, например, при анализе строения ископаемых пельматозойных иглокожих (Crinozoa+ Blastozoa) и определении уровня организации разных классов карпозойных иглокожих, объединяющих представителей без радиальной симметрии (Рожнов, 2017b). С этой целью были обозначены шесть ключевых процессов в онтогенезе современных морских лилий, хорошо отраженных в строении взрослых форм и формирующих иерархию планов строения от уровня класса криноидей и выше. В результате было показано, что в онтогенезе всех пельматозойных иглокожих существовали асимметричное развитие целомов, процесс торсии и подковообразное разрастание среднего левого гидроцеля вокруг пищевода. Среди карпозойных иглокожих подковообразного разрастания гидроцеля не было, а процесс торсии в онтогенезе был только у солют и, возможно, у цинкт (Рожнов, 2017b, 2018). У стилофор хотя и не было торсионного процесса, но переднезадняя ось у некоторых корнут и у всех митрат как бы сдвигается (рис. 2): по положению рта и ануса у нее было одно направление (исходное), а по форме тела и направле-

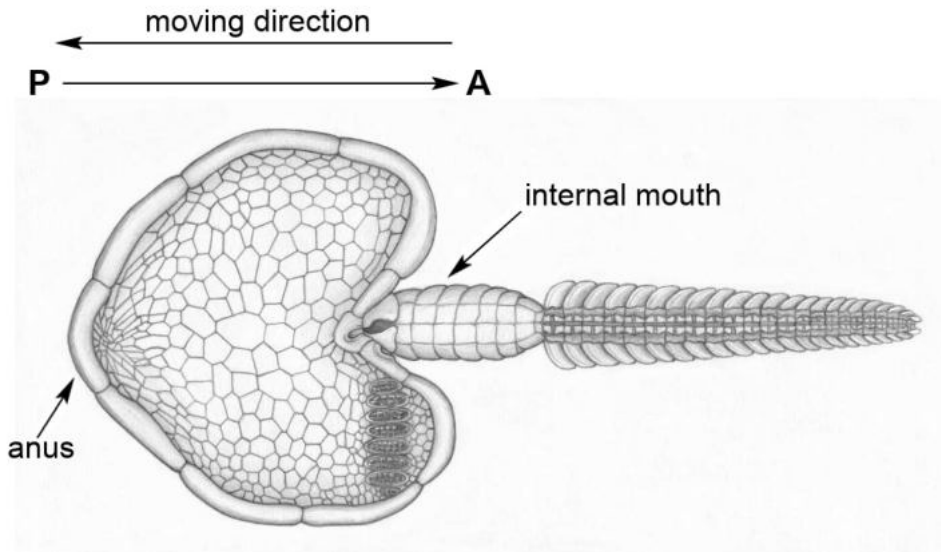


Рис. 2. Переднезадняя ось корнутаной стилофоры *Phyllocystis* и направление движения.

нию движения – противоположное (Rozhnov, Parsley, 2016).

Другая важная проблема изучения архитектоники иглокожих заключается в происхождении их билатеральной асимметрии, рассмотрение которой связано с происхождением билатеральной симметрии у Bilateria и соотношением переднезадней и дорсо-вентральной осей книдарий и билатерий.

5. БИЛАТЕРАЛЬНОСТЬ ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ

Билатеральная симметрия возникает при появлении переднезадней и дорсо-вентральной осей тела. После этого можно различать правую и левую стороны тела. Возникновение этих осей у билатерий регулируется и контролируется специальными генами на стадии «разметки» тела. Поэтому в биологии развития говорят о переднезаднем и о дорсо-вентральном градиенте соответствующих морфогенов. Но регуляция согласованного развития правой и левой стороны осуществляется иначе и возникает после автономизации правых и левых морфогенетических процессов и появления детализации в строении билатеральных структур на правой и левой сторонах, например, при появлении зачатков парных конечностей, других парных особенностей правой и левой сторон тела, парных целомов, парного расположения частей нервной системы.

Но до появления парных особенностей тела правая и левая сторона, выделяясь геометрически, не имеют автономности в своем развитии и не регулируется, судя по известным механизмам, специальными морфогенами.

То есть передний конец тела, унаследованный от яйцеклетки, служит организатором/источником потока морфогенов, определяющих морфогенез переднезадней оси во всем организме. Другими словами, геометрически имея правую и левую сторону, такой организм не имеет автономных билатеральных морфогенетических различий. Поэтому такую стадию с точки зрения проморфологии можно назвать пробилатеральной.

На более поздней стадии могут появляться различия правой и левой сторон, обусловленные возникновением какой-либо системы органов, например, конечностей или целомов. Правые и левые структуры различаются по положению, но их внутренняя структура идентична, так как они являются зеркально-симметричными, и развиваются автономно, но согласованно во времени и в пространстве. На этой стадии организм является уже настоящим билатеральным, так как у него появляется билатеральность в протекании модулярных морфогенетических процессов. Появление различий в морфогенезе правых и левых структур приводит к асимметрии взрослого организма и к энантиоморфизму, например, к появлению правозакрученных и левозакрученных раковин у гастропод. У иглокожих различия в развитии правых и левых целомов привели к еще более существенным последствиям – появлению пятилучевой симметрии (Rozhnov, 2014a).

5.1. Билатеральная асимметрия иглокожих: недоразвитая или нарушенная билатеральность?

Иглокожие на одной из ранних стадий онтогенеза развиваются билатерально-асимметрично, так как их правые и левые целомы растут неодинаково. Это означает, что развитие правой и левой стороны личинки на этой стадии регулируется различающимися в значительной степени автономными модулярными системами. У многих других билатерий структуры правой и левой сторон тела развиваются одинаковым образом. Следовательно, должен быть специальный морфогенетический механизм, осуществляющий пространственное сходство и синхронность развития билатеральных структур. Проблема происхождения этого механизма синхронизации в эволюции билатерий до сих пор остается неясной. Возможно, происходило постепенное усиление пространственной схожести и одновременности билатеральных морфогенетических процессов. В этом случае асимметрия целомов у иглокожих могла быть не доведенной до конца симметризацией процесса их развития. В настоящее время активно разрабатывается предположение об унаследованности билатеральной симметрии билатерий от общего предка с книдариями (обзор Ball et al., 2011). Это, конечно, не снимает вопрос о происхождении механизма формирования билатеральной симметрии, а лишь переводит его на более раннюю ступень. Но в этом случае асимметрия развития целомов у иглокожих вторичная, то есть является нарушенной симметрией. Усиление асимметричного раз-

вития целомов стало у большей части иглокожих основой для формирования радиальной (пятилучевой) симметрии в результате подковообразного сериального разрастания левого гидроцеля вокруг пищевода. Вероятно, у Книдарий появление радиальной симметрии было связано с усилением и развитием билатеральной симметрии, чему имеются молекулярно-генетические, морфологические и палеонтологические доказательства.

5.2. Радиальная симметрия Книдарий основана на исходной билатеральной симметрии

Ныне существующие книдарии имеют много специализированных черт, которые затрудняют выявление характеристик их предковых форм. Тем не менее, среди них в наибольшей степени отражают анцестральное строение представители Anthozoa (Ball et al., 2011). Если до недавнего времени была повсеместно принята идея об исходной радиальной симметрии кораллов и книдарий в целом, то теперь стали больше значение придавать хорошо выраженной билатеральной симметрии у современных шестилучевых и палеозойских четырехлучевых кораллов (ругоз) в расположении септ и мезентериев. Данные об экспрессии генов у современных гексакораллов показывают, что в формировании их переднезадней оси участвуют Нох-гены, а вдоль директивной оси, проходящей через плоскость симметрии, асимметрично экспрессируются гены *Dpp/BMP4*, участвующие у билатерий в образовании дорсо-вентральной оси (Finnerty, 2003). Это свидетельствует о вероятном соответствии их орально-аборальной оси переднезадней оси билатерий, а директивной оси кораллов – дорсо-вентральной оси билатерий (обзор Ball et al., 2011).

Изучение архитектоники ископаемых палеозойских ругоз и особенностей их роста показывают возможность такого соответствия (Rozhnov, 2014b). Это исследование выявило и обосновало соответствие осей личинки и взрослого полипа четырехлучевых кораллов. Личинка оседала на грунт и прикреплялась к твердому объекту на дне вентральной стороной (рис. 3). Оральная часть развивающегося полипа изгибалась вверх в дорсо-вентральной плоскости бывшей личинки, и в этой же плоскости в полипе формировались две септы: главная с бывшей вентральной стороны и противоположная с дорсальной стороны. Поэтому расположение главной септы на выпуклой стороне роговидного изогнутого кораллита соответствует вентральной стороне личинки, а расположение противоположной септы на вогнутой стороне маркирует бывшую дорсальную сторону личинки (2014b). Таким образом, у полипа развивались обе оси, возникшие у личинки – орально-аборальная и дорсо-вентральная, которую у кораллов принято называть директивной. Дальнейшее заложение септ по мере роста кораллита происходило билатерально симметрично относительно директивной оси полипа, сформированной на основе дорсо-вентральной

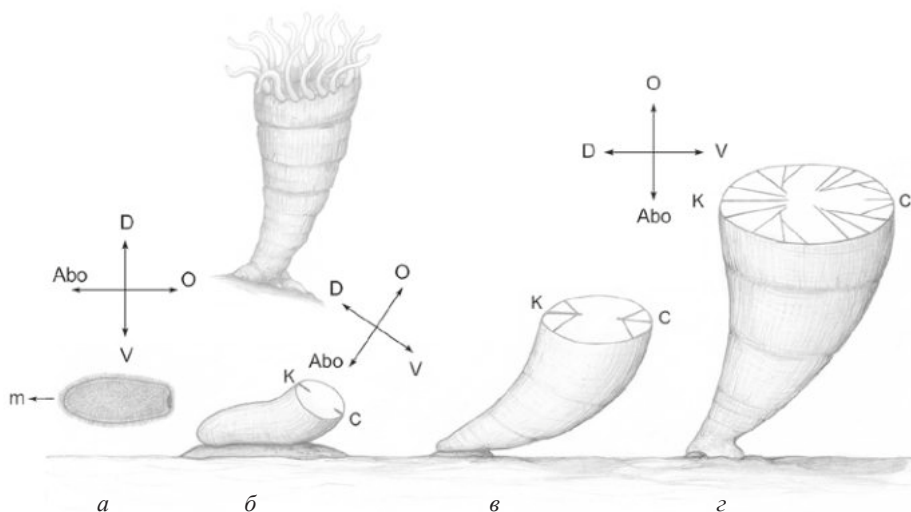


Рис. 3. Соотношение осей личинки четырехлучевого коралла *Bothrophyllum* и развивающегося из нее полипа: *a* – свободноплавающая планула и соотношение орально-аборальной и дорсо-вентральной оси. Направление движения планулы противоположно оральному полюсу (показано стрелкой с буквой *m*); *б* – начало развития полипа после оседания планулы и появления первой пары септ, кардинальной (cardinal) (C) и противоположной (counter) (K) в дорсо-вентральной плоскости осевшей личинки; *в, з* – дальнейший рост скелета полипа и бисериальное заложение последующих септ. O – оральный полюс, Abo – аборальный полюс, d – дорсальная сторона, v – вентральная сторона.

оси личинки. Соответственно, это предполагает первичность билатеральной симметрии книдарий и ее организующую роль в формировании у них вторичной радиальной симметрии. Это подтверждают и данные по эмбриональной индукции у современных актиний (Kraus et al., 2016).

5.3. Два пути формирования радиальной симметрии: Echinodermata versus Anthozoa

Сравнение формирования симметрии у иглокожих и антозоа, отражающего ее становление у представителей обоих таксонов, выявляет интересное и парадоксальное сходство. Радиальная симметрия иглокожих (одного из основных таксонов вторичноротых билатерий) возникает путем асимметризации исходно билатерального архетипа, а у Книдарий, сестринской группы билатерий, считавшихся ранее исходно радиально-симметричными животными, радиальная симметрия формируется иначе, судя по развитию Антозоа, но, возможно, также путем преобразования и усовершенствования билатеральной симметрии.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение архитектоники представителей ископаемых таксонов *Metazoa* дает возможность выявить многие ключевые моменты их онтогенеза,

важные для выяснения происхождения таксона и путей его эволюции. Это позволяет определить иерархическую структуру планов строения животного, отражающую формирования таксона. Проморфология, изучая симметрию взаимного расположения модулярных частей организма и ее эволюцию, находит совместный язык с биологией развития, используя общие термины и понятия. В результате проясняется эволюция онтогенеза многих групп животных в реальном геологическом времени, что способствует еще большему сближению биологии развития и палеонтологии в рамках эволюционной биологии развития (EvoDevo).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен В.В. Исаевой за сделанные замечания к рукописи и Г.А. Анекеевой за большую помощь в изготовлении рисунков. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, № 18-04-01046 А и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов». This paper is a contribution to the International Geoscience Programme (IGCP) Project 653 – The onset of the Great Ordovician Biodiversification Event.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендт Ю.А.* 1970. Морские лилии гипокриниды // Тр. Палеонтол. ин-та, т. 128. М.: Наука. С. 1–220.
- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Белюсов Л.В.* 2005. Основы общей эмбриологии. М.: МГУ, Наука. 367 p.
- Исаева В.В., Озернюк Н.Д., Рожнов С.В.* 2013. Свидетельства эволюционных изменений онтогенеза: палеонтологические, сравнительно-морфологические и молекулярные аспекты // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 273–283.
- Рожнов С.В.* 1981. Морские лилии надсемейства Pisocrinacea // Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 192. М.: Наука. С. 1–127.
- Руженцев В.Е.* 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 83. М.: Наука. 331 с.
- Galls F., Sinervo B.* 2003. Conserved early embryonic stages // Eds B.K. Hall, W.M. Olson. Keywords and concepts in evolutionary developmental biology. Cambridge, Massachusetts; London: Harvard univ. press. P. 43–52.
- Hall B.K., Olson W.M.* 2003. Introduction: evolutionary developmental mechanisms // Eds B.K. Hall, W.M. Olson. Keywords and concepts in evolutionary developmental biology. Cambridge, Massachusetts; London: Harvard univ. press. P. xiv-xvi.
- Kraus Y., Aman A., Technau U., Genikhovich G.* 2016. Pre-bilaterian origin of the blastoporal axial organizer // Nat. Commn. 7:11694 doi: 10.1038/ncomms11694
- Leonova T.B.* 2017. Evolution of Palaeozoic ammonoid sutures // Invertebr. zool. V. 14. N 1. P. 27–31.

- Parkhaev P.Yu.* 2017. Origin and the early evolution of the Phylum Mollusca // *Paleontol. j.* V. 51. No. 6. P. 663–686. DOI: 10.1134/S003103011706003X
- Rozhnov S.V.* 2007. Changes in the Early Paleozoic geography as a possible factor of echinoderm higher taxa formation: Delayed larval development to cross the Iapetus Ocean // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* № 245. P. 306–316.
- Rozhnov S.V.* 2011. Combinatorial model for the formation of body plans in higher metazoan taxa: Paleontological insight // *Paleontol. j.* V. 44. N 12. P. 1500–1508.
- Rozhnov S.V.* 2012. The anteroposterior axis in echinoderms and displacement of the mouth in their phylogeny and ontogeny // *Biol. bul.* V. 39. N 2. P. 162–171.
- Rozhnov S.V.* 2014a. Symmetry of echinoderms: From initial bilaterally-asymmetric metamorphism to pentaradiality // *Natur. sci.* V. 6. N 4. P. 171–183.
- Rozhnov S.V.* 2014b. Bilateral symmetry in ontogeny and regeneration of Solitary Rugosa (Cnidaria; Paleozoic) // *Paleontol. j.* V. 48. N 11. P. 1183–1193> DOI: 10.1134/S0031030114110094
- Rozhnov S.V.* 2015. Modularity and Heterochronies in the evolution of Metazoa: paleontological aspect // *Paleontol. j.* V. 49. N 14. P. 1–15.
- Rozhnov S.V.* 2017a. Ordovician Paracrinoids from the Baltic: key problems of comparative morphology of Pelmatozoan Echinoderms // *Paleontol. j.* V. 51. N 6. P. 643–662. DOI: 10.1134/S0031030117060065
- Rozhnov S.V.* 2017b. The origin and homology of the jointed appendages of carpod and pelmatozoan echinoderms // *Invertebr. zool.* 14(2): 174–181. doi: 10.15298/invert-zool.14.2.12
- Rozhnov S.V.* 2017c. Arms versus Brachioles: morphogenetic basis of similarity and differences in food_gathering appendages of Pelmatozoan Echinoderms // *Paleontol. j.* V. 50. N 14. P. 1598–1609. DOI: 10.1134/S0031030116140069
- Rozhnov S.V.* 2018. Solutans: between torsion and pentaradiality. 16 Intern. Echinoderm Conf. Nagoya. Japan. Program & Abstracts. P. 105.
- Rozhnov S.V., Mirantsev G.V.* 2014. Structural aberrations in the cup in cladid Crinoids from the Carboniferous of the Moscow Region // *Paleontol. j.* V. 48. N 12. P. 1243–1257. DOI: 10.1134/S0031030114120090
- Rozhnov S.V., Parsley R.L.* 2017. A new Cornute (Homalozoa: Echinodermata) from the Uppermost Middle Cambrian (Stage 3, Furongian) from Northern Iran: its systematics and functional morphology // *Paleontol. j.* V. 51. N 5. P. 500–509. DOI: 10.1134/S0031030117050100
- Sander K.* 1983. The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis // *Development and evolution* / Eds B.C. Goodwin, N. Holdrand, C.G. Wylie. P. 137–159. Cambridge: univ. press.
- Slack J.M.W.* 2003. Phylotype and zootype // *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* / Eds B.K. Hall, W.M. Olson. Cambridge, Massachusetts; London: Harvard univ. press. P. 309–318.
- Valentine J.W.* 2004. *On the Origin of Phyla*. Chicago: univ. Chicago press.

Architectonics and promorphology of Metazoa as the basis for the reconstruction of ontogeny and phylogeny of the extinct taxa

S.V. Rozhnov

Architectonics is the study of the division of the animal body into modular structures that are to some extent autonomous in their ontogeny and phylogeny. Thereby it allows key points in the ontogeny of many fossil taxa to be identified. Thus, it allows revealing the key moments in many fossil taxa ontogeny. Promorphology, by studying symmetry of mutual arrangement of organism modular structures and its evolution, together with architectonics analysis allows to make clear the ontogeny evolution in a real geological time, thus connecting paleontology and developmental biology in a closer way. Application of this approach to echinoderms allowed to demonstrate the presence of torsion process in the ontogeny of all the pelmatozoans and solutans among «Carpozoa», and the absence of this process among stylophorans. The analysis of architectonics and Promorphology of Rugosa corals has revealed the correspondence of oral-aboral and dorsal-ventral axis of their larva with oral-aboral and directive axis of the polyp, developing from them. This proves the primacy of Anthozoa bilateral symmetry, and, probably, all the Cnidaria in relation to their radial symmetry.

Key words: Bilateria, symmetry, Echinodermata, Cnidaria, Rugosa, promorphology, modularity, body plan

УДК 591.392

РЕТРОГРАДНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БЛАСТОПОРА: ОТ МОРФОГЕНЕЗА К ОНТОГЕНЕЗУ

В.Г. Черданцев, Е.Г. Корвин-Павловская

*Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова
vgcherdantsev@yandex.ru*

Эволюция бластопора рассматривается как модельный пример эволюции механизма морфогенеза, основанного на дипольном взаимодействии стоков и источников свободной поверхности эпителиального пласта. Бластопор возникает как особая точка векторного поля движения сферической поверхности, имеющая нулевую скорость планарного движения и окруженная тороидальной поверхностью («краевым тором», КТ). Область КТ – область максимального перепада скорости планарного движения и, как следствие, область максимальной изменчивости процесса гастрюляции. Эволюция гастрюляции начинается с сокращения бластопора и продолжается путем образования новых, более ранних стадий его развития за счет роста его диаметра (*ретроградная эволюция*). Возможны всего три типа устойчивого распределения стоков и источников поверхности КТ, каждый из которых реализуется в эволюции. Это, во-первых, «унилатеральная» гастрюляция *Lophotrochozoa* с источником и стоком поверхности на противоположных полюсах КТ и двумя билатерально симметричными потоками от источника к стоку. Во-вторых, это «билатеральная» гастрюляция *Ecdysozoa* с двумя билатерально симметричными источниками и двумя стоками поверхности на противоположных полюсах бластопора. В-третьих, это «радиальная» гастрюляция *Deuterostomia* и хордовых: один из полюсов окружности КТ является стоком поверхности, поступающей из двух источников – с прилегающей к стоку КТ наружной поверхности и с противоположного полюса окружности КТ. В эволюции бластопора хордовых от ланцетника к амниотам удается проследить постепенное замещение гастрюляционных движений предгастрюляционными клеточными потоками за счет фиксации гетерохроний, намеченных в нормальной изменчивости морфогенеза. Поскольку изменчивость структур сокращается по мере их формирования, в эволюции используется изменчивость более ранних стадий их развития.

Ключевые слова: ретроградная эволюция, морфогенез, бластопор, гастрюляция

ВВЕДЕНИЕ

М.А. Шишкин (1984) впервые, по-видимому, обратил внимание на противоречие, лежащее в основе современных представлений об эволюции онтогенеза, в частности, концепции филэмбриогенеза А.Н. Северцова (1939). С одной стороны, утверждается, что эволюция фенотипа невозможна без изменения его онтогенеза. С другой стороны, основным модусом эволюции считаются анаболии (Северцов, 1939), когда у структуры, на которой останавливалось развитие предков, появляется новая стадия развития, изменяющая эту структуру. Новая стадия появляется как *deus ex machina*, без изменения предшествующих по времени стадий, так что, строго говоря, эволюции онтогенеза здесь нет. Если же онтогенез изменяется, то логически неизбежен вывод, что его изменение распространяется от более поздних стадий развития к более ранним стадиям. В этом и заключается идея ретроградной *эволюции онтогенеза*: предполагается, что изменения более ранних стадий онтогенеза, не являющиеся эмбриональными или личиночными адаптациями, происходят на более *поздних* стадиях его эволюции (Шишкин, 1984; Cherdantsev, 2014).

Эмпирическим доводом в пользу именно такого направления эволюции является динамика нормальной индивидуальной изменчивости морфогенеза. Изменчивость формирующихся структур максимальна в начале и сокращается в процессе их формирования (Черданцев, 2003; Scobeyeva, 2006; Cherdantsev, Scobeyeva, 2012). Неверно было бы считать, что эта изменчивость вообще не имеет эволюционного значения, поскольку индивидуальные вариации обычно предвосхищают возникновение стойких таксономических различий, независимо от их вклада в приспособленность (Cherdantsev et al., 1996).

Такой путь эволюции хорошо известен (недооценивается только его абсолютная универсальность) и часто толкуется как эмбриоадаптация с последующей «рационализацией развития» (Шмальгаузен, 1969; Arendt, Nübler-Jung, 1999). **Упускается из вида то, что онтогенез изменяется в направлении, предопределенном механизмом морфогенеза, а значит, материалом для эволюции онтогенеза является изменчивость, вытекающая из самого этого механизма.** Изменчивость морфогенеза оказывается аналогом дарвиновской неопределенной изменчивости, но разница в том, что эволюционная фиксация ее вариантов возможна даже при их селективной нейтральности (Cherdantsev et al., 1996; Cherdantsev, 2014).

Следующий пример наглядно показывает, как изменчивость, обязанная своим происхождением исключительно механизму морфогенеза, создает онтогенез (Cherdantsev, Korvin-Pavlovskaya, 2016). У зародышей вьюна (*Missgurnus fossilis* L.), как и у других костистых рыб (Игнатьева, 1979; Bruce, 2016), радиальная симметрия бластодермы впервые нарушается с началом эпителии: в одном из секторов бластодермы периметр ее окруж-

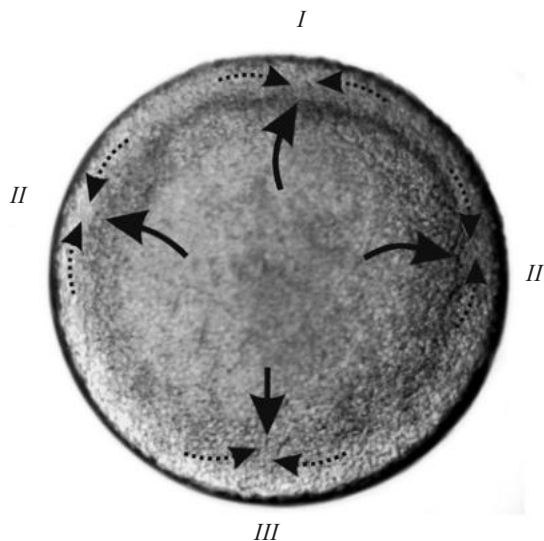


Рис. 1. Бластодерма зародышей вьюна в процессе перехода от образования ЗК (периферическая область бластодермы) к образованию ЗЩ. Стрелки – радиальные клеточные потоки, направленные в область ЗК, пунктирные стрелки – тангенциальные потоки внутри ЗК, конвергенция которых ведет к образованию ЗЩ. **I, II и III – секторы образования ЗЩ** (угловое расстояние от «канонической зоны» определяли с точностью до 90°) с частотой 74% (I), 8% (II) и 8% (III).

ности сокращается, и к ее границе стягиваются клетки, образуя зачаток зародышевого кольца (ЗК). По мере того как ЗК распространяется вдоль окружности бластодермы и замыкается, на месте первоначального зачатка ЗК образуется зародышевый щиток (ЗЩ) – зачаток осевых структур и гомолог дорсальной губы бластопора амфибий. Такой порядок развития (т. е., онтогенез) естественно вытекает из различий в планарной (в плоскости клеточного пласта) подвижности клеток, обусловленных геометрией эпителии. Движение вдоль меридианов бластодермы (центробежные потоки клеток) ограничивается у края ее окружности, а движение клеток вдоль краевой зоны – в зоне конвергенции планарных потоков.

То, что ЗК и ЗЩ возникают в области пересечения центробежных потоков и потоков, идущих вдоль краевой зоны, представляется естественным (чтобы не сказать тривиальным) следствием геометрии движения. Однако, как показано на рис. 1, помимо «канонического» варианта развития (I), в состав нормальной изменчивости со статистически достоверной частотой входят закладка ЗЩ напротив места закладки ЗК (II), и на расстоянии в 90° от места этой закладки (III) (Cherdantsev, Korvin-Pavlovskaya, 2016).

Для морфогенеза не важно, каким из описанных способов будет фор-

мироваться ЗЩ. Важно только, что его возникновение неизбежно из-за неустойчивости пространственно однородной кривизны и (или) пространственно однородного распределения клеток ЗК. Говоря кратко (подробнее Cherdantseva, Cherdantsev, 2006; Cherdantsev, 2014), все дело в сочетании центробежных клеточных потоков, растягивающих бластодерму, с минимизацией отношения периметра бластодермы к ее площади (рис. 1). Положительная обратная связь между силами растяжения и сокращения не позволяет увеличивать площадь бластодермы, сохраняя пространственно однородную форму ее границы и равномерное распределение клеток вдоль ее окружности. В процессе эпиболии бластодерма может находиться либо в режиме осцилляций, чередуя однородную и неоднородную форму, либо в режиме дифференцировки, выделяя четко очерченную область конденсации клеток – зачаток ЗЩ – со всеми описанными вариантами места возникновения этого зачатка и непосредственных причин его возникновения.

«Неканонические» варианты *II* и *III* возникают при гетерохронии, когда темпы конвергенции отстают от темпов развития центробежных клеточных потоков. Из-за этого темпы формирования ЗЩ отстают от темпов эпиболии, но не настолько, чтобы конденсация клеток ЗК вообще отсутствовала. В таблицах нормального развития *zebrafish* (*Brachidanio rerio*) приводится только вариант *I* (Kimmel et al., 1995), хотя механизм эпиболии такой же, как у вьюна и других костистых рыб. Дело не в изменении механизма морфогенеза, а в том, что у *zebrafish* появление ЗЩ предваряется дифференцировкой планарной кривизны ЗК (Cherdantseva, Cherdantsev, 2006): на одном из полюсов бластодермы кривизна уменьшается, а значит, по закону Лапласа, растёт натяжение границы раздела бластодермы с желтком.

Происходит то, что можно назвать «фиксацией гетерохронии», когда один из морфогенетических процессов отстает, вынуждая остальные процессы дожидаться его начала или завершения (Cherdantsev, Grigorieva, 2016). Рост натяжения окружности бластодермы на одном из ее участков становится темп лимитирующим звеном эпиболии, фактически же – новой (вставочной) стадией развития ЗЩ. Такая стадия есть и у вьюна, но только в варианте *I*, а у *zebrafish*, из-за конвергенции центробежных потоков, направленных в сторону участка ЗК с максимальным натяжением границы бластодермы, она становится обязательной, исключаяющей остальные варианты развития.

При таком преобразовании развивающаяся система отдалается от порога самоорганизации, когда ЗЩ, при малых случайных вариациях, может появиться в разных секторах бластодермы. Расстояние от этого порога служит критерием, позволяющим судить о самом наличии эволюции онтогенеза, так как речь идет о замещении случайных флюктуаций зависимостью развития от его истории. Эволюция же, удаляющая развивающуюся систему от порога самоорганизации и создающая онтогенез (т. е., историю

развития), является, по определению, ретроградной эволюцией.

Ретроградность снимает вопрос о происхождении изменчивости путей онтогенеза, объясняя, почему эволюция идет «задом наперед». С вовлечением в эволюцию более ранних стадий развития в распоряжении онтогенеза оказывается изменчивость, возникавшая в начале формирования эмбриональных структур и еще не успевшая угаснуть. Описанная вкратце эволюция закладки ЗЩ дает представление о сценарии всей ретроградной эволюции онтогенеза, в частности, эволюции бластопора *Metazoa* как превращения поставляемой морфогенезом неопределенной изменчивости в определенный порядок стадий нормального развития.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ БЛАСТОПОРА НА ОСНОВЕ ДИПОЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ИСТОЧНИКОВ И СТОКОВ СВОБОДНОЙ ПОВЕРХНОСТИ

С тех пор, как была доказана несостоятельность гипотезы Геккеля о бластуле и гастреле как предковых взрослых формах, сделавшихся стадиями онтогенеза современных *Metazoa* (Захваткин, 1949; Беклемишев, 1964), причины возникновения бластопора оставалось искать в геометрии и механике морфогенеза клеточных эпителиальных пластов (ЭП). К решению задачи ближе всего подошли Преснов и Исаева (Presnov et al., 2010; Isaeva et al., 2012), предположив, что сферический ЭП может иметь топологию «сферы с дырой», где дырой – топологическим аналогом бластопора – является один из геометрических полюсов сферы. Впервые было дано определение бластопора, не зависящее от выбора системы пространственных координат (в частности, от анимально-вегетативной полярности яйца) и от онтогенеза. Оно, конечно, не решало вопроса, почему и в каком смысле возникает дыра, но впервые поставило этот вопрос.

Эпителизация клеток, ведущая к образованию замкнутого ЭП, включает в себя две моды движения клеточной поверхности – движение в плоскости свободных (апикальной и базальной) поверхностей ЭП (планарная мода), и движение в плоскости контактных зон клеток (радиальная мода). Планарная мода отклоняет контактные зоны клеток от нормальной ориентации, а радиальная нормализует ориентацию контактных зон, изменяя форму (кривизну) ЭП (Cherdantsev, 2006). Из этого следует, что движение клеток замкнутого ЭП должно удовлетворять теореме Брауэра, доказывающей, что при отображении одной замкнутой поверхности на другую всегда найдется точка с нулевой планарной компонентой движения. Поскольку в формировании ЭП должна участвовать планарная мода, это означает, что клеточный пласт в окрестности этой точки не может быть полностью сформирован и состоит из клеток со слабо выраженной апикобазальной полярностью (Краус, Черданцев, 1999; Черданцев, 2003). Это и есть физический аналог «дыры в сфере».

Относительно недавно появилась возможность непосредственно наблюдать и регистрировать цитоплазматические потоки, возникающие в

клетках ЭП при изменении их формы. Оказалось, что не только цитоплазма, но и сама клеточная поверхность, (во всяком случае, подстилающий ее актомиозиновый слой) движется как несжимаемая жидкость в уравнении Бернулли-Эйлера. На этом основании можно считать, что вектор планарного движения всегда направлен от «источника» к «стоку» свободной поверхности ЭП (Pouille, Farge, 2008; Behrndt et al., 2012; Brunet et al., 2013; He et al., 2014; Hernandez-Vega et al., 2017). Направление и даже величину этого вектора можно определить по направлению и степени наклона контактных зон клеток относительно наружной поверхности ЭП. Если все контактные зоны имеют нормальную ориентацию, то планарного потока нет (Черданцев, 2003; Cherdantsev, 2006).

Сферическая форма ЭП должна быть формой динамического равновесия, в котором для каждой отдельной клетки источником поверхности является ее рост (экзоцитоз) на апикальном конце, уравновешенный стоком поверхности на базальном конце клетки. Вектор движения клеточной поверхности направлен от источника к стоку, а вектор движения самой клетки – навстречу движению ее поверхности. Значит, апикальный конец клетки в составе ЭП является гомологом переднего, а базальный конец – гомологом заднего конца движущейся одиночной клетки (Cherdantsev, 2014). Простейшей и эволюционно исходной формой эпителиального морфогенеза оказывается репарационный морфогенез, возникающий в изолированном фрагменте ЭП, когда он сворачивается базальной стороной внутрь, чтобы восстановить сферическую форму и заживить обнажившуюся базальную поверхность. Положительная кривизна ЭП восстанавливается за счет центробежного движения клеток, до тех пор, пока рост площади апикальной и сокращение площади базальной поверхности не придут к динамическому равновесию, в котором контактные зоны клеток ориентированы по нормальным радиусам кривизны наружной поверхности, а сама поверхность приближается к сферической форме.

Такое равновесие в принципе не может быть устойчивым стационарным состоянием. Любое отклонение контактных зон от нормальной ориентации вызывает планарный поток наружной поверхности ЭП, и, согласно теореме Брауэра, всегда найдется клетка с нулевым планарным потоком апикальной поверхности. Апикальный конец такой клетки, оставаясь источником поверхности, направляющим ее движение в апикальную сторону, становится одновременно стоком наружной поверхности ЭП, движущим клетку в обратном направлении (рис. 2). Клетка деполаризуется и становится «седлом» векторного поля клеточного движения – областью неустойчивого равновесия между планарным и радиальным потоком, заставляющим клетку колебаться между поляризованной (эпителиальной) и деполаризованной («мезенхимальной») формой.

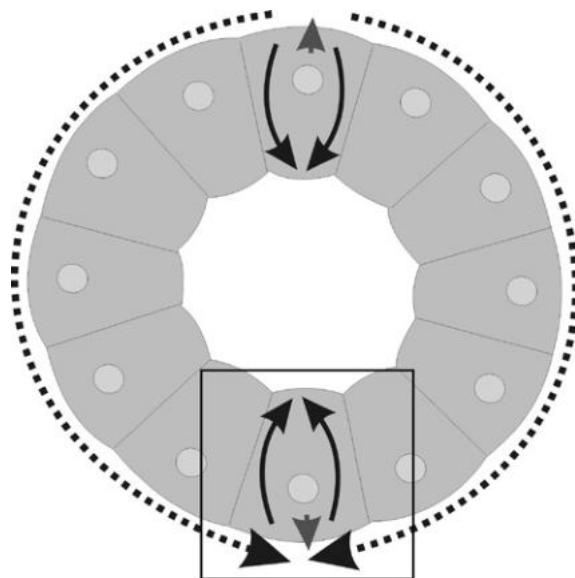


Рис. 2. Схема, поясняющая неустойчивость потоков поверхности сферического эпителиального пласта и неизбежность деполяризации эпителиальных клеток на одном из его полюсов. Наконечники – экзоцитоз апикальной поверхности клетки, стрелки – радиальный поток клеточной поверхности, пунктирные стрелки – планарный поток наружной поверхности клеточного пласта. В квадрате – область деполяризации эпителиальных клеток, потенциальная область эпителио-мезенхимального перехода. Источник: Cherdantsev, 2014.

Судьба такой клетки зависит от реакции окружающих клеток, зависящей, в свою очередь, от соотношения активных сил, вытекающих из дипольного взаимодействия стоков и источников, с пассивными силами упругого напряжения поверхностного слоя ЭП. Теоретически возможны три варианта. Допустим, что упругая реакция ЭП на «сброс» эпителиальной полярности клетки отсутствует, а порог дипольного взаимодействия достаточно низок, так что планарный поток в сторону деполяризованной клетки возникает уже при небольшой степени ее деполяризации. Деполяризованная клетка воспринимается окружением как поврежденный участок ЭП, от которого нужно избавиться, затягивая место повреждения с помощью планарного потока. Это не что иное как мультиполярная иммиграция одиночных клеток бластулы с множеством точек разрыва и репарации ЭП, постоянно происходящая у кишечнополостных и губок еще до начала гастрюляции (Ereskovsky, 2010). При повышении порога дипольного взаимодействия планарный поток возникает в ответ на сброс активного натяжения и рост кривизны наружной поверхности деполяризованного

участка ЭП. Аналогом репарации становится обрастание этого участка с помощью эпиболии, а мультиполярная сменяется униполярной. С появлением же у ЭП упругости униполярная иммиграция замещается инвагинацией, для возникновения которой достаточно упругого сопротивления деполаризованных клеток планарному потоку. Отрицательная кривизна ЭП в центре деполаризованного участка возникает из-за пассивной деформации изгиба, энергетически более выгодной, чем сжатие, а колбовидная форма клетки с сужением ее апикального конца и инверсией апикобазальной полярности может возникать из-за активного усиления пассивной деформации (Kremnyov et al., 2012).

Совпадение перечисленных вариантов репарационного морфогенеза бластулы с основными способами гастрюляции низших позвоночных очевидно. К соображениям о биологической неполноценности бластулы, жизненный цикл которой невозможен без метаморфоза (Захваткин, 1949), добавляется еще одно – о принципиальной неустойчивости замкнутой неполяризованной области (сферического ЭП), состоящей из поляризованных областей (эпителиальных клеток). Существование «перманентной бластулы» возможно лишь в случае, когда клетки лишены планарной подвижности, но это всегда означает невозможность дальнейшего развития (Белоусов, 1987). Деполаризация и уход внутрь клеток – это и есть эпителио-мезенхимальный переход, происходящий при метаморфозе бластулы в онтогенезе *Metazoa*, будучи прямым следствием репарационного замыкания бластопора.

ЗАМЫКАНИЕ БЛАСТОПОРА КАК НАЧАЛО ЕГО ЭВОЛЮЦИИ

Процесс замыкания бластопора – единственный морфогенез, воспроизводимый в «хаосе вторичных модификаций» развития, каким является гастрюляция низших *Metazoa* (Краус, Марков, 2016).

В **«полярной»** гастрюляции книдарий, когда клетки выселяются из ЭП путем инвагинации или униполярной иммиграции (рис. 3,а), орально-аборальная ось устанавливается после первого деления дробления, определяя место возникновения бластопора. При «неполярной» гастрюляции книдарий, когда дробление становится нерегулярным, а бластопор возникает не из-за выселения клеток, а как место замыкания ЭП в ходе эпиболии (рис. 3,б), все в точности наоборот – место замыкания определяет, где будет оральный полюс, независимо от анимально-вегетативной полярности яйца (Kraus, 2006). Если исходить из истории развития, то на рис. 3А представлено начало, а на рис. 3,б – конец гастрюляции, но ни морфологически, ни в организации клеточных потоков между ними нет разницы. Место, где образуются колбовидные клетки, или же место незавершенной эпителизации – это области с ограниченной планарной подвижностью, тормозящие эпиболию ЭП. В первом случае топологической «дырой» являются неполяризованные клетки, которые после замыкания бластопора окажутся под

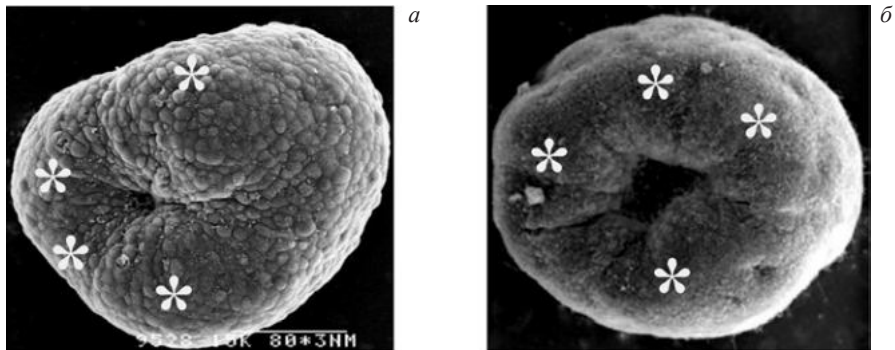


Рис. 3. Blastopore как область незавершенной эпителизации наружного ЭП у гидроида *Dynamenella pumila* (а) и как область инвагинации у актинии *Nematostella vectensis* (б). Звездочками отмечены утолщенные фрагменты окружающего blastopore краевого тора, разделенные меридиональными складками на поверхности ЭП. Источники: Kraus, 2006; 2012.

эпителием, во втором – дно гастрального впячивания.

Вокруг blastopore, не важно, является ли он местом инвагинации, или местом замыкания ЭП, всегда образуется краевая зона в виде валика – краевой *top* (КТ). Такой валик всегда образуется при заживлении раны в ЭП из-за сочетания двух процессов – активного (актомиозинового) сокращения периметра раны и планарного движения клеток к ее центру (Treat, 2009). В обоих случаях «дыра» является механическим тормозом эпиболии, своего рода «пробкой», препятствующей замыканию blastopore. О торможении эпиболии избыточным латеральным давлением, возникающим на границе blastopore, свидетельствуют сходящиеся к этой границе меридиональные складки ЭП. Они могут быть менее (рис. 3,а) или более (рис. 3,б) грубыми, смотря по тому, является ли «дыра в торе» зоной активного сокращения поверхности, или нет, но на механизм замыкания (сокращения) blastopore это не влияет.

Этот механизм очень прост и вытекает из фундаментального принципа механического равновесия между активным и пассивным движением клеток (Belousov, 2012). Сила активного сокращения (или пассивного сжатия) blastopore обратно пропорциональна его периметру, заставляя клетки ЭП перемещаться (активно или пассивно) вверх по градиенту механических напряжений, максимум которого находится в области КТ. Чтобы замкнуть blastopore, клетки должны двигаться в сторону blastopore, но скорость их движения лимитируется скоростью его сокращения. Сокращение blastopore поддерживает градиент напряжений, и потому оказывается самой медленной компонентой его морфогенеза, а значит, темп лимитирующим звеном его эволюции. Это, с одной стороны, объясняет эволюционную устойчивость этого процесса, общего для гастральной всех *Metazoa*, а с

другой – возникает вопрос, преодолимы ли вообще морфогенетические ограничения, вытекающие из его механизма и не позволяющие бластопору варьировать свою форму без изменения своего периметра. Для гастрюляции низших беспозвоночных (*Pre-Bilateralia*) механизм замыкания бластопора оказывается эволюционной ловушкой. Выбраться из нее можно только путем увеличения *периметра бластопора*, что, рассуждая логически, возможно лишь с возникновением новой, более ранней фазы морфогенеза бластопора, предшествующей его замыканию – возможность, реализующаяся в гастрюляции *Bilateralia*.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ОСНОВНЫХ ТИПОВ ГАСТРЮЛЯЦИИ *BILATERALIA* ПУТЕМ ФИКСАЦИИ ВНУТРИ-ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ

Главным отличием бластопора низших беспозвоночных (*Pre-Bilateralia*) считается радиальная симметрия. Это неверно не только в принципе (инвариантной характеристикой морфогенетического процесса может быть только организация его изменчивости) но и фактически, поскольку при формировании бластопора его радиальная симметрия всегда и регулярно нарушается из-за случайных вариаций толщины КТ, имеющих малую, но все же макроскопическую амплитуду. В отсутствие инвагинации утолщение сектора КТ возникает при задержке эпиболии, отчего плоскость бластопора поворачивается относительно орально-аборальной оси в сторону утолщенного сектора. После замыкания бластопора между противоположными сторонами планулы возникают такие же различия, как между дорсальной и вентральной сторонами примитивных личинок *Bilateralia*, исчезающие после прорыва ротового отверстия и вторичной эпителизации энтодермы (Краус, Черданцев, 1999). Если же гастрюляция начинается с образования гастрального впячивания, то КТ начинает формироваться в виде отдельных фрагментов, и если один из них развивается быстрее других, то на одной из промежуточных стадий замыкания бластопора только один из секторов КТ морфологически непрерывен, и сам бластопор, прежде чем замкнуться, оказывается билатерально симметричным (Fritzenwanker et al., 2004).

Такая изменчивость по определению селективно нейтральна, поскольку внутри-индивидуальные различия темпов формирования КТ стираются дальнейшим развитием, но именно она предвосхищает эволюцию бластопора у *Bilateralia* и служит ее материалом. Если эволюция нейтральна в отношении приспособленности, и если, несмотря на это, в итоге получают четко очерченные и эволюционно устойчивые типы морфогенеза такие, как у *Bilateralia*, то принцип дивергенции должен распространяться не только на индивидуальные, но и на внутрииндивидуальные различия. В отличие от дарвиновской дивергенции, переход к системе клеточных потоков, уменьшающей конкуренцию соседних участков за вовлечение окружающих клеток в свое собственное движение, происходит в процессе

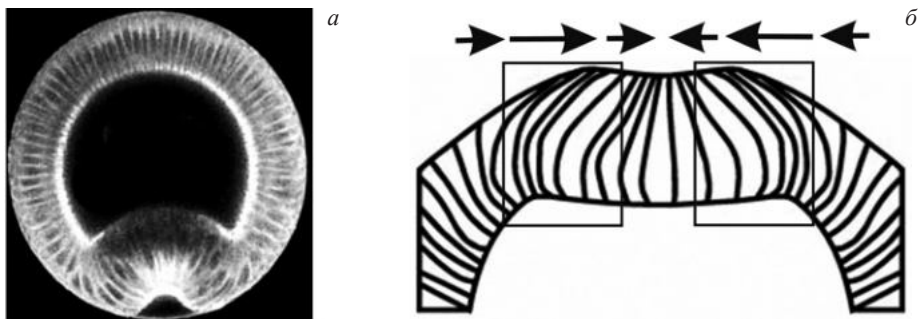


Рис. 4. Образование вентральной борозды у зародышей дрозофилы (А) и карта скоростей (стрелки) планарных потоков наружной поверхности клеточного пласта с параболической зависимостью скорости потока в КТ от расстояния до инвагинационной борозды (Б). Прямоугольники – области максимальной дисперсии скоростей планарного потока, совпадающие с областью КТ. Источник: He et al., 2014, с изменениями.

самого онтогенеза. «Конкурентное вытеснение» одних клеточных потоков другими имеет тот же математический механизм, что и вытеснение промежуточных форм в дарвиновской модели дивергенции. Так, в гастрюляции амфибий дорсальная губа бластопора вытесняет борозду гастрального впячивания потому, что лучше вовлекает в свое движение клетки краевой зоны гастрюлы (Scobeyeva, 2006; Cherdantsev, Scobeyeva, 2012). При замыкании бластопора область КТ должна быть областью максимальной конкуренции клеточных потоков и, как следствие, областью максимальной изменчивости формы бластопора и темпов эпиволии.

Вентральная борозда зародышей дрозофилы имеет на поперечном срезе такую же форму, как гастральное впячивание при «полярном» варианте гастрюляции у кишечнополостных, хотя уходящие с поверхности ЭП клетки образуют не энтодерму, а осевую мезодерму, которая у кишечнополостных вообще отсутствует. Реконструкция векторов движения клеточной поверхности (He et al., 2014) показывает, что КТ, будучи местом максимального скоса контактных зон в сторону движения клеток, является областью максимального перепада скорости и давления планарного потока внутри ЭП, в соответствии с уравнением Бернулли-Эйлера. В зоне КТ скорость планарного потока клеток достигает максимума, а в зоне инвагинации (зоне торможения эпиволии) падает (рис. 4,а, б).

Подтверждая общее правило, что чем выше скорость изменения признаков, тем выше их изменчивость (Черданцев, 2003), зона КТ оказывается зоной максимальной дисперсии скоростей планарного движения клеток, а значит – зоной максимальной внутрииндивидуальной конкуренции клеточных потоков, направленных к центру бластопора. В примере с вентральной бороздой изменчивости на поперечных срезах не видно, но это потому, что борозда вытягивается вдоль оси, перпендикулярной планарно-

му движению клеток, и изменчивость выражается в степени ее вытяжения (Odell et al., 1981). При округлом бластопоре *Pre-Bilateralia* она выражается непосредственно в изменчивости формы его окружности, варьирующей вплоть до неопределенности своих очертаний.

При прочих равных условиях, которые должны быть равны, если считать эволюцию селективно нейтральной, эволюционные изменения должны происходить в зоне КТ как наиболее чувствительной к любым вариациям геометрии движения поверхности. Эволюция должна стремиться к снижению внутрииндивидуальной конкуренции клеточных потоков – замещению конкуренции стоков (или источников) поверхности друг с другом к кооперативному взаимодействию стоков с источниками. Должен действовать такой же алгоритм дифференцировки стоков и источников, как при возникновении бластопора, но на топологически более сложной поверхности КТ.

С появлением КТ возникает сразу несколько новых направлений изменчивости, так как между миграцией клеток (потоком поверхности) вдоль окружности КТ и изменением формы этой окружности возникает новая система прямых и обратных связей с расширением возможных путей формообразования. Устойчивые варианты распределения стоков и источников, соответствующие стационарным состояниям потоков поверхности КТ, можно получить, исходя из модели активных оболочек, подробно изложенной в других работах (Cherdantsev, Grigorieva, 2012; Cherdantsev, 2014). Для вывода вариантов гастрюляции *Bilateralia* можно ограничиться простыми физическими соображениями, не вдаваясь в математические подробности.

В проекции на плоскость бластопора КТ представляет собой серию концентрических окружностей, движущихся, как волны, к геометрическому центру бластопора: на периферии – только что сформировавшиеся окружности, а ближе к центру бластопора – окружности с уже сократившимся радиусом, готовые к уходу с поверхности зародыша внутрь. Если бы центростремительный поток поверхности был стационарным потоком, то зависимость скорости сокращения окружности от ее радиуса была бы линейной, и точки поверхности перемещались вдоль нормальных радиусов кривизны окружностей. В действительности же скорость центростремительных потоков имеет параболическую зависимость от радиуса движущейся окружности (рис. 4,б), а это значит, что потоки неизбежно отклоняются от нормальной ориентации. Внутри слоев, проходящих через зону максимума меридиональной кривизны КТ, латеральное (гидростатическое) давление растет из-за уменьшения скорости их центростремительного движения, и это происходит одновременно с уменьшением их радиуса. Стационарное движение поверхности утрачивает устойчивость, так как рост давления внутри слоя в сочетании с ростом его планарной кривизны означает, что площадь слоя растет быстрее периметра его границ. Динамика средних

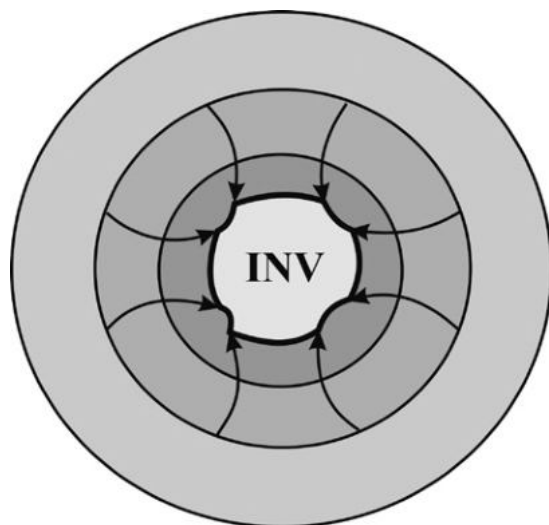


Рис. 5. Схематическое представление морфогенеза наружной поверхности КТ в виде серии концентрических окружностей, сокращающих свой радиус по мере центростремительного движения клеток к месту инвагинации (*INV*). Траектории движения (стрелки) отклоняются от нормальной ориентации из-за положительной обратной связи между уменьшением радиуса концентрического слоя и ростом плотности расположения клеток, показанной степенью затенения слоя. Утолщенная линия вокруг *INV* – внутренняя граница КТ. Остальные пояснения в тексте.

значений латерального давления и планарной кривизны, отнесенных ко всему слою, переходит в автоколебательный режим с чередованием дивергенции и конвергенции траекторий центростремительного движения. Рост планарной кривизны, разграничивающей концентрические слои поверхности, то отстает (дивергенция), то опережает (конвергенция) рост латерального давления внутри данного слоя. Учитывая нестационарность центростремительного движения, его векторное поле представляет собой чередование конкурирующих друг с другом зон дивергенции и конвергенции локальных потоков поверхности (рис. 5).

Поскольку речь идет об активной поверхности, меняющей свою форму и натяжение за счет сдвига равновесия между эндоцитозом и экзоцитозом, точки дивергенции должны соответствовать источникам, а точки конвергенции – стокам поверхностной энергии. Активность поверхности не отменяет закона Лапласа, согласно которому планарная кривизна участков является величиной, обратной величине их натяжения. Показанные на рис. 5 искривленные в сторону гастрального впячивания участки внутренней границы КТ – участки конвергенции с положительной связью между темпами замыканию бластопора и эпиболией. Чередующиеся с ними менее искривленные (более натянутые) участки дивергенции – участки, где меж-

ду эпиболией и замыканием бластопора возникает отрицательная связь. Возникает такое же нестационарное поле, как при замыкании бластопора у книдарий (ср. рис. 5 и рис. 3а, б). Однако, если латеральное давление внутри КТ возрастает, то возможным становится переход к устойчивому стационарному решению путем макроскопической дифференцировки формы (кривизны) и натяжения внутренней границы КТ с сокращением числа стоков и источников до минимума (Cherdantsev, 2014). С физической точки зрения это не что иное, как поиск конфигурации с минимальным отношением периметра окружности бластопора к ее площади.

Именно переход к макроскопической дифференцировке является непосредственной причиной возникновения осевой организации стационарных потоков поверхности КТ, часто (и ошибочно) принимаемой за систему координат – систему отсчета «позициональной информации». На самом деле, все наоборот, и пространственно-временная разметка является не причиной, а следствием возникновения макроскопической анизотропной формы КТ. Пространственная сегрегация источников и стоков с вытекающей из нее конфигурацией клеточных потоков и дифференцировкой планарной кривизны бластопора может идти в нескольких альтернативных направлениях, совпадающих с основными типами гастрюляции *Bilateralia*.

УНИЛАТЕРАЛЬНАЯ ГАСТРУЛЯЦИЯ (LORHOTROCHOZOA)

В нелинейных динамических системах, способных к автоколебаниям, существует стандартная иерархия бифуркаций в виде увеличения числа полувольт, укладывающихся в заданные пространственные границы (Арнольд, 1989; Белинцев, 1990; Goodwin, 1994). Для дипольных взаимодействий одной полувольте соответствует выделение источника поверхности на одном из полюсов бластопора и стока на его противоположном полюсе. Такая волна должна возникать при максимальной близости развивающейся системы к порогу самоорганизации. Таким порогом является превращение КТ в губу бластопора – в поверхность с максимумом меридиональной кривизны, предвещающим ее перегиб в поверхность свода гастрального впячивания. Латеральное давление внутри губы, растущее при вовлечении в нее новых клеток (центробежное движение) и падающее при сокращении ее диаметра (центростремительное движение) можно считать контрольным параметром, управляющим иерархией бифуркаций: число полувольт растет с ростом диаметра губы. Возникновение губы – первый шаг ретроградной эволюции бластопора, у которого, наконец, появляется стадия его собственного развития. С ее появлением возникает онтогенез бластопора и возможность «нормальной» (адаптивной) эволюции онтогенеза, основанной не на внутри-индивидуальных, а на индивидуальных различиях.

В простейшем случае возникновения одной полувольты источником поверхности является один из полюсов окружности бластопора (дорсальная губа), от которого берут начало два билатерально симметричных потока,

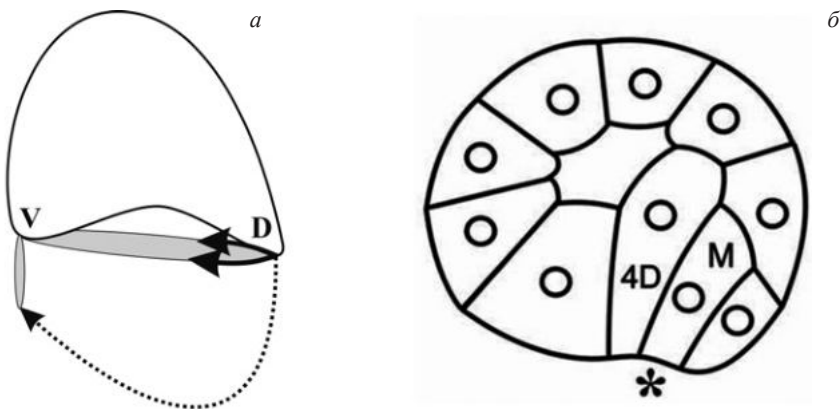


Рис. 6. Схема униполярной гастрюляции (а) и ее реализация на уровне контактных взаимодействий бластомеров у моллюска *Lymnaea stagnalis* (б). А: тонкая линия – схематизированный контур гастрюлы *Lophotrochozoa*, D – дорсальная V – вентральная губа blastopora; сплошные стрелки – дивергенция клеточных потоков вдоль латеральных губ blastopora, пунктирная стрелка – сокращение и поворот окружности blastopora (затененная окружность) за счет эпителии дорсальной губы. Б: 4D – дорсальный макромер, М – стволовая клетка осевой мезодермы, звездочка – перегиб кривизны наружной поверхности на границе энтодермального и мезодермального бластомера.

движущихся вдоль латеральных границ КТ и сливающихся друг с другом на противоположном полюсе этой окружности (вентральная губа). Такую гастрюляцию можно назвать «униполярной», в которой один из полюсов КТ является местом дивергенции, а противоположный полюс – местом конвергенции планарных потоков (рис. 6).

Поскольку область дорсальной губы является источником, а противоположный полюс blastopora – стоком стекающей вдоль КТ поверхности, blastopora должен закрываться за счет меридиональной эпителии одного (дорсального) сегмента своей окружности одновременно с латеральным (экваториальным) распространением губы blastopora. В итоге, траектория движения дорсального края blastopora выделяет сагиттальный меридиан зародыша, а окружность blastopora поворачивается на 90° относительно своего исходного положения (рис. 6,а). Когда-то это называлось плагиококсией (Беклемишев, 1964), но очевидно, что такой поворот – прямое следствие связи эпителии с дивергенцией клеточных потоков на одном из полюсов blastopora.

Латеральная дивергенция клеточных потоков, распространяющихся в стороны от места своего возникновения, является главной особенностью униполярной гастрюляции *Lophotrochozoa*, объясняющей основные черты плана строения зародыша. Будущая осевая мезодерма (мезодерма сомитов) выселяется в зоне меридионального перегиба поверхности дорсальной

губы в гастральное впячивание – место, где начинается эпителиально-мезенхимальный переход (Черданцев, 2003). Прошедшие его клетки отодвигаются в стороны от сагиттального меридиана, проложенного меридиональным движением дорсальной губы, и между рядами мезодермальных сегментов остается не заполненный мезодермальными клеткам промежуток. К концу гастрюляции он принимает такую же форму и имеет такие же натянутые границы, как у хорды, и оказывается, что активного натяжения его латеральных границ достаточно для индукции сомитогенеза в мезодерме, расположенной по обе стороны от него. Образование брюшной нервной цепочки хорошо укладывается в схему «индукции по умолчанию», описанной для позвоночных, когда «индуктором» нейрогенеза в наружном (эктодермальном) ЭП является отсутствие подстилающей ЭП мезодермы (De Robertis, 2006). В формировании осевой организации *Lophotrochozoa* участвуют практически те же гены, что у хордовых, и особенности этой организации зависят только от морфогенеза.

Ретроградная эволюция нейтральна не только сама по себе, но и по отношению к возможным направлениям адаптивной эволюции. Однако, когда речь идет собственно об эволюции морфогенеза на догастрюляционных стадиях развития, именно тип гастрюляции определяет ее особенности. В разных дочерних группах *Lophotrochozoa* эволюция морфогенеза идет по пути редукции бластоцеля с установлением контакта между анимальными и вегетативными бластомерами в одной из половин бластулы, которая становится дорсальной половиной (Henry, 2002; Lambert, 2010). Возникновение таких зон контакта – это целый морфогенез с участием всего двух клеток, ведущих себя подобно многоклеточным областям (рис. 6,б). Одна из них (бластомер 4D) сокращает свою апикальную поверхность, так что соседняя клетка (бластомер M) оказывается на перегибе меридиональной кривизны наружной поверхности. В масштабе двух клеток воспроизводится геометрия движения дорсального края бластопора – типичное для ретроградной эволюции смещение гастрюляционного движения на догастрюляционные стадии развития.

Возможность столь раннего начала гастрюляции вытекает из максимально краткой истории развития бластопора, в морфогенезе которого отсутствует стадия увеличения его диаметра – дорсальная губа бластопора приступает к эпиволии (замыканию бластопора) немедленно после своего образования и без обратной связи с латеральным распространением. Именно по этой причине дорсальный край бластопора движется вдоль меридиана наружной поверхности, не изменяя его формы (рис. 6,а), а форма бластопора в процессе его замыкания варьирует в пределах почти столь же широких, как в гастрюляции низших беспозвоночных. По-видимому, при униполярной гастрюляции коллективное движение клеток обходится без возникновения упругих напряжений (т. е., без дальнедействующей обрат-

ной связи между движением и упругой деформацией поверхности). Этим объясняется, почему это движение может смещаться на стадии, на которых клетки еще не образуют настоящих клеточных пластов, и между ними возможно только локальное взаимодействие поверхностей на основе источников и стоков поверхности отдельных клеток.

БИЛАТЕРАЛЬНАЯ ГАСТРУЛЯЦИЯ (ECDYSOZOA)

Следующей в иерархии бифуркаций является возникновение двух полуволн – расщепление бластопора надвое с замыканием промежутка между двумя дочерними бластопорами. Исходное (неустойчивое) чередование центров дивергенции и конвергенции (рис. 5) сокращается до двух билатерально симметричных источников планарного потока, уравновешенных двумя стоками поверхностной энергии на противоположных концах оси исходного бластопора, которая становится главной (но не полярной!) осью симметрии гастрюлы (рис. 7а, б).

Поверхность КТ растекается вдоль латеральных губ бластопора, стекаясь к его противоположным концам, которые замыкаются в последнюю очередь. Как и при униполярной гастрюляции, эпителио-мезенхимальный переход начинается на перегибе кривизны поверхности губы бластопора в поверхность гастрального впячивания, иницируя эпиболию латеральных секторов бластопора, смыкающую его края. Принципиальное различие с униполярной гастрюляцией заключается не в щелевидной форме бластопора, которая может быть щелевидной и у *Lophotrochozoa*, а в выделении в зоне КТ двух билатерально симметричных независимых друг от друга источников поверхности, связанных только наличием общих стоков.

Такая билатерально симметричная гастрюляция типична для *Ecdysozoa*, одной из трех наиболее крупных сестринских групп *Bilateria*, в которой, при всем разнообразии модификаций онтогенеза (от нематод до членистоногих), морфогенез имеет общие черты, предопределенные типом гастрюляции. Это, прежде всего, мозаичность развития, возникающая из-за фактической дубликации бластопора и создающая возможность дивергентной эволюции двух его копий. У *Ecdysozoa* нет единой закладки мезодермы и архантерона (клетки свода гастрального впячивания проходят эпителио-мезенхимальный переход до конца и не участвуют в образовании энтодермы). Сама же энтодерма не образует единой трубки: она складывается из мозаики отдельных и независимо инвагинирующих фрагментов наружного ЭП на противоположных концах бластопора. Главная ось тела зародыша, возникающая в ходе гастрюляции, не является полярной осью, и ее полюса (передний и задний полюс) возникают независимо от образования мезодермы (рис. 7,б).

«Прогрессивной» чертой, создающей новые направления эволюции самого морфогенеза, является возникновение связи между замыканием бластопора и изменением его формы. В эволюции морфогенеза впервые

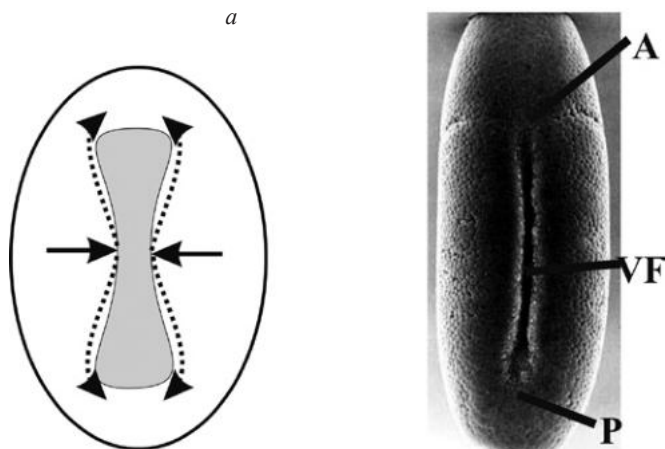


Рис. 7. Схема билатеральной гастрюляции (а) и образование вентральной борозды у дрозофилы (б). Сплошные стрелки – эпиболия латеральных губ бластопора, пунктирные стрелки – тангенциальные потоки клеток КТ от источника к стокам. VF – **вентральная борозда**, А – **антериорный**, Р – **постериорный** полюса бластопора, возникающие в эволюции независимо друг от друга и без образования мезодермы.

появляется дальнедействующая (основанная на упругой реакции) обратная связь между движением клеток и изменением формы движущейся области – между движением клеток КТ и изменением формы бластопора. В морфогенезе вентральной борозды зародышей дрозофилы возможна механическая трансдукция экспрессии генов в зоне КТ: как и у позвоночных (например, в эпиболии костистых рыб) экспрессия генов в ходе морфогенеза изменяется при механической (упругой) деформации поверхности зародыша (Brunet et al., 2013). Уже во время и благодаря гастрюляции зародыш утрачивает сферическую форму, дифференцируя кривизну бластопоральной (вентральной) и противоположной (дорсальной) поверхности. На вентральной зародыша появляется «киль» в виде максимума кривизны, тянущегося вдоль линии смыкания латеральных губ бластопора. В биомеханическом смысле это такое же геометрическое ребро жесткости, как хорда в эмбриогенезе хордовых. Его образование создает анизотропное поле упругих напряжений, линии которого нормально ориентированы по отношению к «килю», что, в свою очередь, создает возможность активного удлинения зародыша вдоль главной оси тела за счет планарной интеркаляции клеток, движущихся вдоль этих линий навстречу друг другу (Blankenship et al., 2006). **На противоположной (дорсальной) стороне кривизна уменьшается, становится равномерной и практически изотропной.** Это морфогенетическая предпосылка усложнения морфогенеза и концентрации эмбриональных структур на вентральной стороне, оставляя на дорсальной

стороне место для развития внезародышевых тканей.

РАДИАЛЬНАЯ ГАСТРУЛЯЦИЯ DEUTEROSTOMIA

В гастрюляции хордовых структура дипольных взаимодействий усложняется без какой-либо эволюционной преемственности с описанными выше типами гастрюляции. Дело вовсе не во вторичноротости, а в соединении у одной особи черт гастрюляции *Ecdysozoa* и *Lophotrochozoa* с возникновением новой системы внутри-индивидуальных различий. Один из полюсов КТ (дорсальный полюс) становится стоком поверхности, поступающей из двух источников, один из которых находится на противоположном (вентральном) полюсе бластопора, а другим является прилежащая к дорсальной губе бластопора наружная поверхность ЭП супрбластопоральной зоны (рис. 8,а).

Принципиально новым по сравнению с описанными выше типами гастрюляции является различие механизма меридионального движения дорсального и вентрального края бластопора. Вентральный край, будучи источником поверхности, движется по меридиану сферы, точно так же, как дорсальный край бластопора в гастрюляции *Lophotrochozoa*. Дорсальный же край бластопора хордовых не имеет гомологов в других типах гастрюляции: будучи стоком поверхности, он движется за счет роста ее натяжения и, как следствие, уменьшения кривизны сагиттального меридиана, который из меридиана сферы превращается в образующую цилиндрической поверхности (рис. 8,б). Это, во-первых, сокращает путь меридионального движения, компенсируя торможение эпиболии на дорсальной стороне гастрюлы, возникающее из-за стекания поверхности к дорсальному полюсу КТ (Cherdantseva, Cherdantsev, 2006). Во-вторых, притяжение клеток к линии движения дорсальной губы хордовых, «выпрямляющее» сагиттальный меридиан, объясняет, почему это движение ведет к конденсации клеток с последующим образованием хорды. Из-за различия механизма движения между «одноименными» губами бластопора гастрюл *Lophotrochozoa* и *Chordata* нет ни исторической, ни сериальной гомологии, делая излишней восходящую к гипотезе Сент-Иллера и до сих пор популярную идею инверсии дорсовентральной полярности гастрюлы (Arendt, Nübler-Jung, 1997).

В последние годы гастрюляцию зародышей морского ежа принято сближать с гастрюляцией хордовых, но единственным основанием (помимо вторичноротости) является доходящее до идентичности сходство структуры взаимодействия генов с каскадами, управляющими дифференцировкой нейральных структур в гастрюляции позвоночных (Angerer et al., 2011). Однако, у плютеуса не образуется ничего даже отдаленно похожего на нервную пластинку с ее осевой организацией. У *Hemichordata* зоны экспрессии тех же генов распределены иначе, чем у морского ежа, и иначе, чем у хордовых (Röttinger, Lowe, 2012). Главное, что из всех *Deuterostomia*, кроме хордовых, расположение осей симметрии зародыша или личинки не

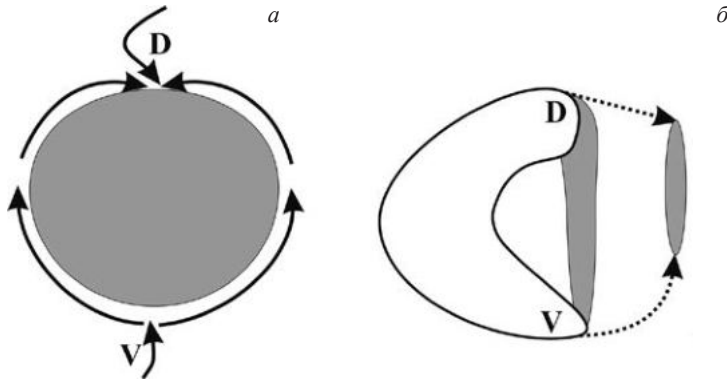


Рис. 8. Схема радиальной гастрюляции хордовых: *a* – потоки поверхности КТ (сплошные стрелки), связывающие источники и стоки, бластопор затенен, *D* – дорсальная, – вентральная часть супрабластопоральной зоны зародыша; *б* – сокращение бластопора (пунктирные стрелки – движение дорсального и вентрального края бластопора).

вытекает из дифференцировки секторов бластопора. То, что генетические и морфогенетические системы могут эволюционировать независимо друг от друга, общеизвестно, но внимания заслуживает тот факт, что наибольшего успеха адаптивная радиация достигает, как ни парадоксально, при максимальной канализации развития, такой, как в эмбриогенезе хордовых. Именно у хордовых связь между экспрессией генов и зональной структурой экспрессии становится устойчивой из-за ее связи с дифференцировкой сегментов окружности бластопора.

В эмбриогенезе иглокожих и полухордовых дифференцировка секторов бластопора становится заметной только в самом конце гастрюляции. При замыкании бластопора меридиональная кривизна КТ вентральной стороне бластопора больше, чем на его противоположной стороне, но в процессе самой гастрюляции бластопор остается радиально симметричным относительно оси гастрального впячивания. Как и у всех *Bilateralia*, происходящий в зоне КТ эпителио-мезенхимальный переход маркирован экспрессией ортологов гена *brachyury*, динамика которой говорит о стационарности клеточного потока. По мере углубления гастрального впячивания зона экспрессии *brachyury* в губах бластопора не изменяет своей ширины, а значит, в каждый момент времени в зону КТ входит столько же клеток, сколько выходит из нее, переходя в состав архентерона (Cross, Mcclay, 2001). У хордовых, начиная с ланцетника, дело обстоит иначе, и замыканию бластопора предшествуют две нестационарные фазы меридионального движения клеток. Зона экспрессии *brachyury* сначала радиально расширяется, как и сам бластопор – значит, клетки входят в эту зону экспрессии быстрее, чем успевают выйти из нее, а потом сокращается, потому что клетки уходят из этой зоны внутрь быстрее присоединения к ней новых клеток наружного ЭП (Evren et al., 2014).

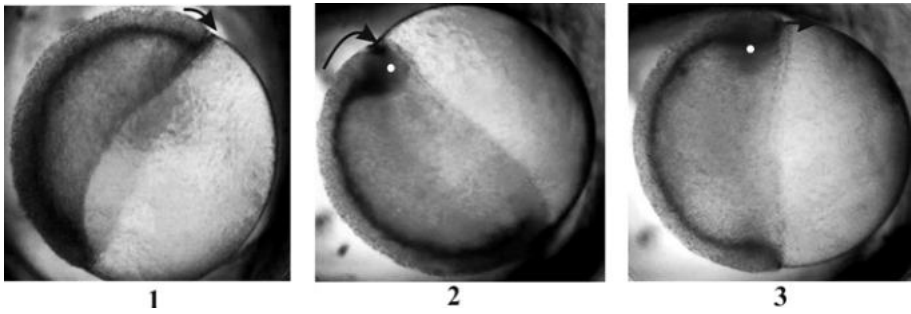


Рис. 9. Прижизненная регистрация осцилляций формы ЗЩ у вьюна в начале гастрюляции: 1-3 – оптические сагиттальные срезы зародыша через равные промежутки времени (40 мин). Изогнутые стрелки (1, 2) – накопление клеток в области ЗЩ. Прямая стрелка – эпиболия дорсального края бластодермы за счет проталкивания клеток во внутренние слои бластодермы. Белый кружок – положение положения одного и того же участка бластодермы, постоянно находившегося в поле зрения.

Из-за нестационарности клеточных потоков гастрюляция хордовых представляет собой двухкомпонентный автоколебательный процесс, в котором каждый последующий шаг одной компоненты не запрограммирован заранее, а возникает в ответ на определенный сдвиг другой компоненты этого процесса (Cherdantsev, Scobeyeva, 2012). Осцилляции движения клеток хорошо видны в морфогенезе костистых рыб (вьюн) на сагиттальных оптических срезах живого зародыша (рис. 9).

В области ЗЩ (гомологе дорсальной губы бластопора амфибий) клетки сначала аккумулируются в области ЗЩ, утолщая край бластодермы и затрудняя эпиболию, а затем, когда латеральное давление внутри этого края достигает пороговой величины, проталкиваются в более глубокие слои бластодермы (Cherdantsev, Korvin-Pavlovskaya, 2016). На дорсальной стороне эпиболия не может продолжаться иначе, как через «проталкивание» клеток ЗЩ в более глубокие слои бластодермы, из чего следует, что формирование осевой мезодермы – прямое следствие организации морфогенеза. На вентральной стороне оба процесса находятся в относительном равновесии – поэтому там не образуется осевой мезодермы, а уменьшение толщины вентрального края после того, как окружность бластодермы проходит экватор яйца, объясняется движением клеток в сторону дорсального сектора. Напомним (рис. 1), что у вьюна осцилляции латерального давления внутри ЗК определяют секторальную дифференцировку краевой зоны бластодермы. Универсальный колебательный контур, возникающий из-за нелинейной связи между усредненной кривизной бластодермы и пространственной дисперсией кривизны оказывается общим механизмом дифференцировки поверхности и ее направленного движения.

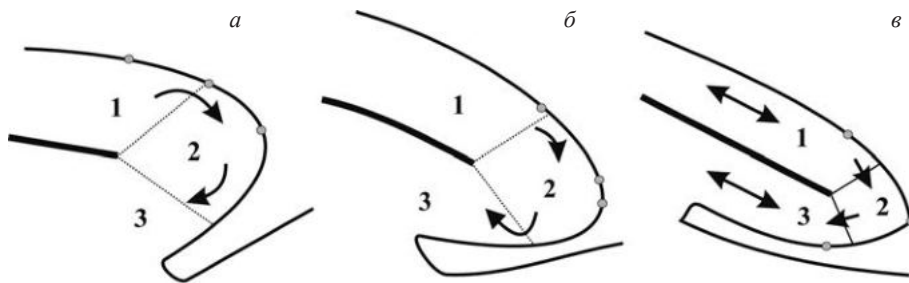


Рис. 10. Две нестационарные (а, б) и завершающая стационарная (в) фаза гастрюляции амфибий (*Xenopus laevis*). Стрелки – потоки клеток, движущиеся вместе с потоком наружной поверхности дорсальной губы, пунктирные линии – границы КТ (зона 2). Утолщенная линия – граница раздела наружного и внутреннего листка губы, двухконечные стрелки – движение вдоль линий упругого растяжения. Серые кружки – меченые угольной меткой участки поверхности.

Причины нестационарности клеточных потоков достаточно просты и вытекают из общего принципа движения клеток по градиенту латерального давления (от источника к стоку) в сочетании с физической оптимизацией формы движущейся области. С помощью прижизненных наблюдений за взаимным перемещением меченых участков в супрابلастопоральной зоне гастрюлы амфибий (*Xenopus laevis*) можно выделить три фазы гастрюляции (Korvin-Pavlovskaya, Cherdantsev, 2016).

На схеме, показанной на рис. 10, клетки наружного ЭП дорсальной губы бластопора (зона 1) входят в зону КТ (зона 2), а потом переходят из зоны КТ во внутренний листок губы (зона 3). «Распухание» зоны КТ означает, что клетки входят в эту зону быстрее, чем выходят из нее, повышая латеральное давление внутри этой зоны (рис. 10,а). Это хорошо известный в нелинейной термодинамике эффект «отрицательной проводимости» (Пригожин, 1960), когда сглаживание различий внутренних давлений в зонах 1 и 2 не уменьшает, а увеличивает скорость клеточного потока. Энергетически выгодным (уменьшающим продукцию энтропии) становится выталкивание клеток из зоны 2 в зону 3. Макроскопическая сила выталкивания, источником которой является давление, развиваемое самим потоком клеток, «обостряет» меридиональную кривизну зоны 2, продвигая максимум кривизны вдоль меридионального вектора движения губы – вектора эпителии (рис. 10,б). Поток клеток в фазе выталкивания также нестационарен, так как переход клеток из зоны 2 в зону 3 идет быстрее перехода клеток зоны 1 в зону 2. Клеткам, находящимся в составе наружного ЭП, ничего не остается, как упруго сопротивляться уходу внутрь соседних с ними клеток, из-за чего в дорсальной губе и возникают упругие напряжения. Благодаря этому, движение переходит в стационарную фазу: она возникает в онтогенезе губы в последнюю очередь, когда вход клеток из зоны 1 в зону

2 уравновешен их переходом из зоны 2 в зону 3 (рис. 10, в). В этой фазе поверхность движется вдоль линий упругого напряжения, возникающих в ответ на сокращение окружности бластопора (Belousov, 2012).

По сравнению с *Deuterostomia* и другими *Bilateralia*, эволюционными новшествами являются две нестационарные фазы морфогенеза бластопора, предшествующие его замыканию, одна из которых связана с ростом его диаметра, а следующая за ней – с регуляцией последствий этого роста. Собственно же замыкание бластопора – стационарный процесс, механизм которого одинаков у всех *Deuterostomia*, отчего гастрюляция хордовых и названа радиальной гастрюляцией. Критерием нестационарности является нелинейность связи между базовыми компонентами морфогенеза – накоплением клеток в области дорсального края бластопора и эпиболией дорсального края, из-за чего движение бластопора становится автоколебательным движением.

РЕТРОГРАДНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БЛАСТОПОРА ХОРДОВЫХ ОТ ЛАНЦЕТНИКА ДА АМНИОТ

Эволюция морфогенеза имеет собственное направление, не зависящее от направления отбора, потому что отбор не предъявляет к ней никаких требований, кроме одного – возможности продолжать развитие, используя изменчивость, вытекающую из механизма морфогенеза. Если область, действующая в нормальном морфогенезе как сток поверхности, может возникать в любом секторе КТ, то морфогенез будет избирательно фиксировать любые предшествующие по времени изменения формы, тормозящие эпиболию данного сектора и делающие его сектором стока, заранее заданным в онтогенезе. Эти изменения отодвигают развивающуюся систему от порога самоорганизации и действуют как триггер (возмущение конечной амплитуды), запускающий планарную конвергенцию клеток КТ, препятствуя возникновению центров конвергенции в других секторах. Это стандартный сценарий эволюционного замещения самоорганизации онтогенезом (Белинцев, 1990).

Предполагаемая эволюционно исходная равномерность планарной кривизны всей окружности КТ представляет собой, точно так же, как любая реальная «предковая форма», ненаблюдаемое состояние, исчезающее при малых возмущениях. Память о нем, в данном случае – память об эквипотенциальности секторов КТ, сохраняется в нормальной изменчивости морфогенеза. Латеральные края бластопора лягушки конкурируют с его дорсальным краем за вовлечение клеток, пытаясь стать доминирующими стоками поверхности КТ (Cherdantsev, Scobeyeva, 2012), а у выюна, как мы видели, участие в этой конкуренции принимает даже вентральный край бластодермы, находящийся на противоположном полюсе КТ (рис. 1).

Ранняя гастрюла ланцетника выглядит как изолированный фрагмент ЭП, заворачивающийся внутрь, чтобы заживить «дыру», созданную га-

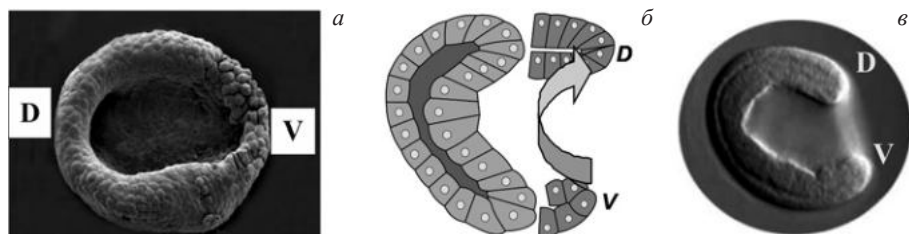


Рис. 11. Гастрюляция ланцетника: *a* – вид ранней гастрюлы со стороны бластопора; *б* – схема гастрюляции: изображение ранней гастрюлы смонтировано с изображением губ бластопора на следующей стадии развития; *в* – сагитальное сечение гастрюлы при переходе к сокращению бластопора. **D** – дорсальная, **V** – вентральная губа, изогнутая стрелка – перетекание клеток внутреннего листка на дорсальную сторону гастрюлы. Источник рисунков 11*a*, *б* – Holland, Holland, 2007.

стральным втягиванием (рис. 11,*a*). Дорсальная губа – сток поверхности КТ, а значит, зона максимального активного натяжения и минимальной планарной кривизны. Противоположный полюс – вентральная губа, действующая как источник поверхности КТ (области с минимальным натяжением и максимальной планарной кривизной), движущейся к дорсальной губе вдоль латеральных губ бластопора.

При формировании губы бластопора диаметр КТ сначала растет (левая часть рис. 11,*б*), затем рост прекращается (правая часть рис. 11,*б*), и бластопор начинает сокращаться (рис. 11,*в*) (Львов, 1893). Эта осцилляция возникает из-за отсутствия равновесия между вентральным источником и дорсальным стоком поверхности КТ. Судя по различию формы (планарной кривизны КТ) секторов бластопора (рис. 11,*a*), разность активного натяжения дорсальной и вентральной губы должна уравниваться экваториальной конвергенцией движущихся к дорсальной губе клеток (рис. 11,*б*). Однако, в своем меридиональном движении дорсальная губа бластопора отстает от движения вентральной губы и вынуждена нагонять ее (рис. 11,*в*). Механизмом ускорения дорсальной эпиболии, не выходящим за пределы нормальной изменчивости морфогенеза, может быть только конвергенция клеточных потоков в дорсальном секторе супрбластопоральной зоны, содействующая проталкиванию во внутренний листок губы клеточной «пробки», возникающей из-за экваториальной конвергенции клеток КТ к дорсальному сектору. Морфогенез губы сам указывает путь регуляции ее развития, который и реализуется дальнейшей эволюции.

Эволюцию бластопора от ланцетника до анамний (амфибий и костистых рыб) можно представить в виде таблицы, строки которой (по горизонтали) показывают стадии развития потоков наружной поверхности, а столбцы (по вертикали) – эволюцию этих стадий (рис. 12).

Если читать таблицу по вертикали, т. е., не по строкам, а по целым столбцам от столбца *I* к столбцу *III*, то становится очевидным, что каждая

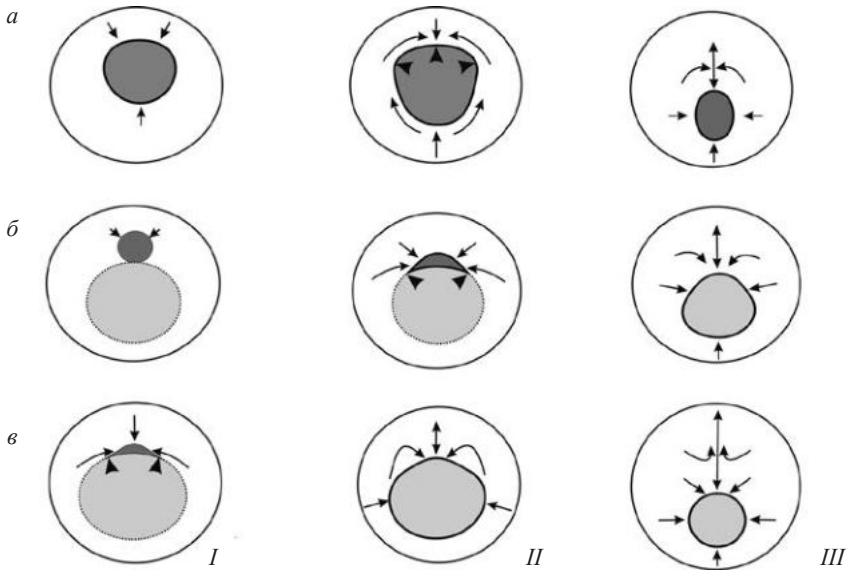


Рис. 12. Эволюция бластопора у низших позвоночных: *а* – ланцетник, *б* – круглоротые, *в* – амфибии и костистые рыбы. Темная заливка – архибластопор, светлая заливка – необластопор, пунктир – границы необластопора до формирования его губ. Стрелки – потоки наружной поверхности, двухконечные стрелки – вытяжение материала супрбластопоральной зоны, наконечники – пассивные силы, противодействующие росту планарной кривизны губы бластопора и возникающие из-за различия кривизны соседних участков губы. *I-III* – последовательные стадии гастрюляции.

стадия гастрюляции изменяется путем перемещения организации клеточных потоков на предыдущую стадию развития. Из-за этого ретроградная эволюция является эволюцией всего онтогенеза, а не отдельных стадий: более поздняя стадия должна изменяться в ответ на изменение предшествующей по времени стадии, воспринимая новые элементы ее организации как новые начальные условия собственного развития.

Эволюционно исходный бластопор ланцетника («архибластопор», Cherdantsev, 2014) сначала действует так же, как бластопор всех *Deuterostomia*, будучи центром организации радиально симметричных центростремительных потоков поверхности (рис. 12,*аI*). Далее (рис. 12,*аII*) возникает типичная для хордовых ситуация, когда дорсальная губа бластопора, будучи общим стоком экваториальных и меридиональных потоков поверхности, переполняется клетками и «разгибается», уменьшая свою планарную кривизну (наконечники на рис. 12,*аII*). Различие планарной кривизны (натяжения) между дорсальной губой и латеральными губами бластопора становится темп лимитирующим звеном гастрюляции, откладывая формирование главной оси тела до образования окружности бластопора, сглаживающей эти различия. Главная ось тела заканчивает свое формирова-

ние, вытягиваясь вдоль сагиттального меридиана за счет экваториальной конвергенции клеток, встраивающихся в этот меридиан («тензотаксис» по Л.В. Белоусову, Belousov, 2012). Из-за постоянной трансверсальной ориентации экваториальных и меридиональных потоков в течение всей гастрюляции (рис. 12,аII, III) вся мезодерма мигрирует на дорсальную сторону гастрюлы (Holland, Holland, 2007), и, в отличие от позвоночных, различия между головной и туловищной областью едва намечены.

У миноги *Lampetra planerii* гастрюльное впячивание – гомолог архибластопора – возникает на дорсальном полюсе КТ (рис. 12,бI) и действует как триггер развития новой дорсальной губы, латеральные края которой обходят желточную энтодерму, формируя новый бластопор («необластопор», Cherdantsev, 2014). Латеральное распространение «разгибает» губу, задерживая ее эпиболию (наконечники на рис. 12,бII). Эпиболия задерживается раньше, чем у ланцетника, вызывая отсутствующую у ланцетника конвергенцию клеточных потоков к центру дорсальной губы. Фактически, это регуляция, позволяющая губе увеличивать свою планарную кривизну, проталкивая внутрь образовавшуюся в губе клеточную пробку. После превращения необластопора в замкнутую окружность меридиональное движение губы становится стационарным движением, ведущим к равномерному сокращению бластопора (рис. 12,бIII). Из-за того, что конвергенция клеточных потоков к дорсальной губе ускоряет ее эпиболию, темпы эпиболии в разных секторах окружности необластопора выравниваются, несмотря на разновременность их образования. У круглоротых часть мезодермы КТ остается на вентральной стороне гастрюлы (Takeuchi et al., 2009). Это, очевидно, прямое следствие уменьшения вклада экваториальных потоков в эпиболию дорсальной губы за счет увеличения вклада дорсальной конвергенции клеток супрбластопоральной зоны.

У амфибий остаток архибластопора сразу закладывается в виде узкой щели, вытянутой вдоль окружности необластопора. У костистых рыб нет инвагинации, но ее аналогом является уменьшение планарной кривизны дорсального края ЗЩ, так что в обоих случаях гастрюляция начинается с торможения эпиболии в дорсальном секторе КТ (рис. 12,вI). Это происходит еще раньше, чем у миноги, и экваториальные потоки в дорсальном секторе раньше поворачивают в сторону дорсального сегмента губы (рис. 12,вII). Остается время и место для участия в этом вытяжении материала, лежащего дальше от губы и начинающего свое вытяжение уже после превращения бластопора в замкнутую окружность (рис. 12,вIII). В итоге, возникает граница раздела между двумя противоположно направленными меридиональными потоками клеток (Evstifeeva et al., 2018), определяющая границу между головой и туловищем зародыша, отсутствующую у миноги (Korvin-Pavlovskaya, Cherdantsev, 2016).

Из схемы, представленной на рис. 12, видно, что связь между сменяю-

щими друг друга полями движения клеток усиливается благодаря появлению вставочных стадий гастрюляции, каждая из которых является новой стадией онтогенеза. Первой такой вставкой является поворот экваториальных потоков, первоначально направленных к сагиттальному меридиану гастрюлы, в сторону дорсальной губы бластопора (дорсальная конвергенция). Следуя логике ретроградной эволюции, дорсальная конвергенция становится новой стадией развития дорсальной губы, усиливающей меридиональную компоненту ее движения (эпиболию). Это возможно лишь при накоплении дорсальной губой некоторого запаса клеток, поэтому какое-то время губа должна распространяться латерально в отсутствие эпиболии – это еще одна вставка, сама собой вытекающая из предыдущей вставочной стадии. В итоге, базовое для гастрюляции хордовое чередование фаз накопления и проталкивания клеток разбивается на несколько отрезков нового онтогенеза, и возникает связь их последовательности с формированием отделов главной оси тела зародыша, включая возникновение новых отделов.

Главным эволюционным новшеством анамний является возникновение переднеголового (прехордального) отдела (Yasui et al., 2001; Bertrand et al., 2011). Это не «сальтация», а следствие накопления и фиксации односторонних гетерохроний. Из-за раннего поворота экваториальных потоков поверхности в сторону бластопора усиливаются меридиональные напряжения, и интеркаляция клеток вытягивает дорсальный меридиан дальше от дорсальной губы в сторону, противоположную ее движению. Новое поле потоков ЭП возникает перед фронтом гастрального впячивания, там, где морфогенез эпителия освобожден от связи с гастрюляционными потоками мезодермы, формирующими главную ось тела. Это постгастрюляционный морфогенез, входящий в состав гастрюляции из-за постоянно происходившего смещения морфогенеза дорсальной губы на более ранние стадии гастрюляции. К этому морфогенезу (и, строго говоря, только к нему) применима современная концепция нейральной индукции «по умолчанию» (Hemmati-Brivanlou, Melton, 1997; De Robertis, 2007). Смягчая одни гетерохронии, эволюция морфогенеза создает другие и продолжается без возникновения новых адаптивных трендов.

Но даже тогда, когда такие тренды очевидны, как при возникновении эмбриогенеза амниот в ответ на накопление желтка и уменьшение доли эмбриональных клеток в составе бластодермы (Arendt, Nübler-Jung, 1999), направление эволюции все равно определяется механизмом морфогенеза. У примитивных рептилий эмбриональные клетки, движение которых образует осевые структуры, сначала концентрируются в краевой зоне бластодермы, а затем движутся вдоль окружности краевой зоны вверх по градиенту латерального давления внутри ЭП по направлению к сагиттальному меридиану (Alev et al., 2013). В этой фазе морфогенеза клетки движутся точно так же, как у костистых рыб, и их движение контролируется теми же

генами. Однако, эпиболия бластодермы отсутствует из-за того, что желток обрастают не эмбриональные клетки, а внезародышевые клеточные пласты. Ограничение площади бластодермы ведет к приросту латерального давления внутри ее дорсального края, «выдавливающего» клетки к центру бластодермы. Возникает зачаток зародышевой полоски, являющийся эволюционным новшеством, а отнюдь не гомологом боковых губ бластопора. Этот зачаток – еще одна типичная для ретроградной эволюции «вставка», естественная для гастрюляции хордовых реакция на ограничение эпиболии эмбриональных клеток.

Меридиональное вытяжение этого зачатка замедляется встречным потоком клеток, движущихся к краю бластодермы, и этот встречный поток становится морфогенетическим эквивалентом отсутствующей эпиболии. В области, где встречные потоки тормозят друг друга, скорость движения падает и растет латеральное давление внутри ЭП. Из-за этого, точно так же, как при торможении эпиболии у анамний, возникает сток наружной поверхности с образованием бластопора, такого же округлого и замкнутого, как архибластопор у миноги, и так же близкого к редукции. У примитивных рептилий с короткой зародышевой полоской этот бластопор еще остается местом ухода внутрь клеток, образующих осевую мезодерму, но когда (у птиц и млекопитающих) зародышевая полоска удлиняется, от бластопора остается только его дорсальный край в виде гензеновского узелка – зачатка будущей хорды. Движение этого зачатка вдоль сагиттального меридиана бластодермы «рисует» главную ось тела зародыша точно так же, как у всех хордовых. Принципы взаимодействия стоков и источников поверхности остаются прежними, как и сама осевая организация морфогенеза, но бластопор, бывший когда-то причиной их возникновения, исчезает в итоге собственной эволюции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюция морфогенеза и адаптивная эволюция фенотипа различаются примерно так же, как «мягкие» и «жесткие» модели динамических систем (Арнольд, 2003). Модели адаптивной эволюции функциональных систем по необходимости являются «жесткими», потому что, как писал Холдейн (1935), даже если отбор направлен на изменение одного признака, существенного для адаптации, то остальным признакам тоже приходится изменяться для восстановления физиологического равновесия. Из этого следует, что темп лимитирующей компонентой направленного отбора является стабилизирующий отбор (Шишкин, 1984), нивелирующий снижение общей приспособленности, неизбежное при изменении фенотипических признаков, уже имеющих собственную адаптивную ценность. Если считать такими «признаками» стадии онтогенеза, то онтогенез тоже должен эволюционировать как жесткая система, потому что изменение одной стадии онтогенеза в пользу другой снижает ее собственную адаптивную

ценность, и только стабилизирующий отбор может это компенсировать (Шмальгаузен, 1969).

Морфогенез же, напротив, эволюционирует как мягкая система, поскольку изменение «непосредственных причин» развития структуры не изменяет вектора ее развития. Для морфогенеза появление новой стадии развития структуры путем обычных гетерохроний значит не больше (но и не меньше), чем замена случайных флюктуаций возмущениями конечной амплитуды, действующими как пусковой механизм формообразования. Конечная амплитуда возмущения есть не что иное, как возникновение новой макроскопической формы, предшествующей морфогенезу одной из областей и дающей ей преимущество во внутри-индивидуальной конкуренции с другими областями зародыша за участие в этом морфогенезе. Это и означает переход от морфогенеза к онтогенезу, когда область с определенной судьбой выбирается с вероятностью, зависящей от истории ее развития, выраженной в определенной последовательности сменяющих друг друга форм, предшествующих ее образованию.

Важно, что ретроградная эволюция морфогенеза не требует создания новых систем генетической регуляции, используя сигнальные пути, отбиравшиеся вовсе не для регуляции морфогенеза (Белинцев, 1990). Предложенная модель дипольного взаимодействия стоков и источников позволяет морфогенезу самому регулировать силу генетических сигналов, сокращая или удлиняя время их действия. Фактически, это авторегуляция, так как движение клетки вверх по градиенту латерального давления замедляет ее движение, увеличивая время экспозиции сигнала, исходящего от соседних клеток. Таков возможный путь модуляции генетических сигналов, еще более простой, чем «механическая трансдукция», а то, что эволюция идет «задом наперед», вытекает из динамики нормальной изменчивости развивающейся структуры, угасающей по мере ее формирования. Все это позволяет предполагать, что ретроградная эволюция морфогенеза является основным, если не единственным путем создания новых форм, селективно нейтральных в момент своего возникновения и потому подхватываемых любым отбором в пользу связанных с ними адаптивных признаков (Cherdantsev et al., 1994).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд В.И. 1989. Математические методы классической механики. М.: Наука, 425 с.
- Арнольд В.И. 2004. Мягкие и жесткие модели. М.: МЦНМО, 32 с.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т.1. М.: Наука, 450 с.
- Белинцев Б.Н. 1990. Физические основы формообразования. М.: Наука, 340 с.
- Белоусов Л.В. 1987. Биологический морфогенез. М.: МГУ, 239 с.
- Захваткин А.А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Наука, 400 с.
- Игнатьева Г.М. 1979. Ранний эмбриогенез костистых рыб и амфибий. М.: Наука, 270 с.
- Краус Ю.А., Черданцев В.Г. 1999. Изменчивость и эквивинальность раннего морфогенеза у морского гидроида *Dunatena pumila* L. // Онтогенез. Т. 6. С. 119–129.
- Краус Ю.А., Марков А.В. 2016. Гастрюляция книдарий: ключ к пониманию филогенеза или хаос вторичных модификаций? // Журн. общ. биол. Т. 77. С. 83–105.
- Львов В. 1893. Образование зародышевых листков и происхождение хорды и мезодермы у позвоночных. М., 123 с.
- Пригожин И. 1960. Введение в термодинамику необратимых процессов. М.: ИЛ, 150 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Холдейн Дж. Факторы эволюции. 1935. М.-Л.: Биомедгиз, 120 с.
- Черданцев В.Г. 2003. Морфогенез и эволюция. М.: КМК. 360 с.
- Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. С. 115–136.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 493 с.
- Alev C., Wu Y., Nakaya Y., Sheng G. 2013. Decoupling of amniote gastrulation and streak formation reveals a morphogenetic unity in vertebrate mesoderm induction // Development. V. 140. P. 2691–2696.
- Angerer L.M., Yaguchi S., Angerer R.C., Burke R.D. 2011. The evolution of nervous system patterning: insights from sea urchin development // Development. V. 138. P. 3613–3623.
- Arendt D., Nübler-Jung K. 1997. Dorsal or ventral: similarities in fate maps and gastrulation patterns in annelids, arthropods and chordates // Mechanisms of development. V. 61. P. 7–21.
- Arendt D., Nübler-Jung K. 1999. Rearranging gastrulation in the name of yolk: evolution of gastrulation in yolk-rich amniote eggs // Mech. dev. V. 81. P. 3–22.
- Belousov L.V. 2012. Morphogenesis as a macroscopic self-organizing process // BioSystems. V. 109. P. 262–279.
- Behrndt M., Salbreux G., Campinho P. et al. 2012. Forces driving epithelial spreading in

- zebrafish gastrulation // *Science*. V. 12. P. 257–260.
- Bertranda S., Camassesa A., Somorjaia I.* et al. 2011. Amphioxus FGF signaling predicts the acquisition of vertebrate morphological traits // *PNAS*. V. 108. P. 9160–9165.
- Blankenship J., Backovic S., Sanny J.* et al. 2006. Multicellular rosette formation links planar cell polarity to tissue morphogenesis // *Dev. Cell*. V. 11. P. 459–470.
- Bruce A.E.E.* 2016. Zebrafish epiboly: spreading thin over the yolk // *Dev. dyn.* V. 245. P. 244–258.
- Brunet T., Bouclet A., Ahmadi P.* et al. 2013. Evolutionary conservation of early mesoderm specification by mechanotransduction in Bilateria // *Nature*. V. 4. P. 2821–2830.
- Cherdantsev V.G.* 2006. The dynamic geometry of mass cell movements in animal morphogenesis // *Int. j. dev. biol.* V. 50. P. 169–182.
- Cherdantsev V.G.* 2014. Generic oscillation patterns of the developing system and their role in the origin and evolution of ontogeny // *Biosystems*. V. 123. P. 27–53.
- Cherdantsev V.G., Kreslavsky A.G., Severtsov A.S.* 1996. Episelective evolution // *Evolutionary theory*. Ed. Van Valen. V. 11. P. 69–87.
- Cherdantsev V.G., Grigorieva O.V.* 2012. Morphogenesis of active shells // *BioSystems*. V. 110. P. 314–328.
- Cherdantsev V.G., Scobeyeva V.A.* 2012. Morphogenetic origin of natural variation // *Biosystems*. V. 109. P. 299–313.
- Cherdantsev V.G., Grigorieva O.V.* 2016. Developmental canalization with no part of stabilizing selection // *Paleontol. j.* V. 50. P. 20–32.
- Cherdantsev V.G., Korvin-Pavlovskaya E.G.* 2016. Variability of quantitative morphogenetic parameters during early morphogenesis of the loach, *Missgurnus fossilis* L. // *Russ. j. dev. biol.* V. 47. P. 49–62.
- Cherdantseva E.M., Cherdantsev V.G.* 2006. Geometry and mechanics of teleost gastrulation and the formation of primary embryonic axes / *Int. j. dev. biol.* V. 50. P. 157–168.
- De Robertis E. M.* 2006. Spemann’s organizer and self-regulation in amphibian embryos // *Nature rev. molec. cell biol.* V. 7. P. 296–302.
- Ereskovsky A.V.* 2010. *The Comparative Embryology of Sponges* // Springer, Dordrecht Heidelberg, London, N-Y. 310 p.
- Evren S., Wen J.W.H., Luu O.* et al. 2014. EphA4-dependent Brachyury expression is required for dorsal mesoderm involution in the *Xenopus* gastrula // *Development*. V. 141. P. 1–13.
- Fritzenwanker J.H., Saina M., Technau U.*, 2004. Analysis of forkhead and snail expression reveals epithelial–mesenchymal transitions during embryonic and larval development of *Nematostella vectensis* // *Dev. biol.* V. 275. P. 389–402.
- Goodwin B.* 1994. *How the leopard changed its spots. The evolution of complexity.* Weidenfeld and Nicolson. London. 420 p.
- Gross J.M., Mcclay D.R.* 2001. The Role of Brachyury (T) during Gastrulation Movements in the Sea Urchin *Lytechinus variegatus* // *Dev. biol.* V. 239. P. 132–147.
- He B., Doubrovinski K., Polyakov O., Wieschaus E.* 2014. Apical constriction drives tis-

- sue-scale hydrodynamic flow to mediate cell elongation // *Nature*. V. 508. P. 392–396.
- Hemmati-Brivanlou A., Melton D.*, 1997. Vertebrate neural induction // *Ann. rev. neurosci.* V. 20. P. 43–60.
- Henry J.J.* 2002. Conserved mechanism of dorsoventral axis determination in equal-cleaving Spiralian // *Dev. Biol.* V. 248. P. 343–355.
- Hernandez-Vega A., Marsal M., Pouille P.A.* et al. 2017. Polarized cortical tension drives Zebrafish epiboly movements // *EMBO j.* V. 36. P. 25–41.
- Holland L.Z., Holland N.D.* 2013. The revised fate map for amphioxus and evolution of axial patterning in chordates // *Integr. comp. Biol.* V. 3. P. 360–372.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2012. Topological singularities and symmetry breaking in development // *Biosystems*. V. 109. P. 280–298.
- Kimmel C.B., Ballard W.W., Kimmel S.R.* et al. 1995. Stages of embryonic development of the zebrafish // *Dev. dyn.* V. 203. P. 253–310.
- Korvin-Pavlovskaya E.G., Cherdantsev V.G.* 2016. Geometry of movement of the outer surface of the embryo during *Xenopus* gastrulation // *Russ. j. dev. Biol.* V. 47. P. 223–237.
- Kraus Y.A.* 2006. Morphomechanical programming of morphogenesis in cnidarian embryos // *Int. j. dev. Biol.* V. 50. P. 267–275.
- Kremnyov S.V., Troshina N.G., Belousov L.V.* 2012. Active reinforcement of externally imposed folding in amphibian embryonic tissues // *Mechanisms of development*. V. 129. P. 51–60.
- Lambert J.D.* 2010. Developmental patterns in Spiralian embryos // *Curr. Biol.* V. 20. P. 72–77.
- Odell G.M., Oster G., Alberch P., Burnside B.* 1981. The mechanical basis of morphogenesis. I. Epithelial folding and invagination // *Dev. Biol.* V. 85. P. 446–462.
- Pouille P.A., Farge E.* 2008. Hydrodynamic simulation of multicellular embryo invagination // *Phys. Biol.* 2008; 5:015005.
- Presnov E., Isaeva V., Kasyanov N.* 2010. Topological determination of early morphogenesis in metazoan // *Theor. biosci.* V. 129. P. 259–270.
- Takeuchi M., Takahashi M., Okabe M., Aizawa S.* 2009. Germ layer patterning in bichir and lamprey; an insight into its evolution in vertebrates // *Developmental Biol.* V. 332. P. 90–102.
- Trepat X., Wasserman M.R., Angelini T.E.* et al. 2009. Physical forces during collective cell migration // *Nature Phys.* V. 5. P. 426–430.
- Trinkaus J.P.* 1984. Mechanism of *Fundulus* epiboly — a current view // *Am. Zool.* V. 24. P. 673–688.
- Röttinger E., Lowe C.E.* 2012. Evolutionary crossroads in developmental biology: hemichordates // *Development*. V. 139. P. 2463–2475.
- Scobeyeva V.A.* 2006. The natural variability of morphogenesis: a tool for exploring the

mechanics of gastrulation movements in amphibian embryos // Int. j. dev. biol. V. 50. P. 315–322.

Yasui K., Saiga H., Wang Y. et al. 2001. Early expressed genes showing a dichotomous developing pattern in the lancelet embryo // Develop., growth, differ. V. 43. P. 185–194.

A retrograde blastopore evolution: from morphogenesis to ontogeny

V.G. Cherdantsev & E.G. Korvin-Pavlovskaya

Blastopore evolution is considered as a model example of morphogenetic evolution based on dipole interactions between sources and sinks of the epithelial sheet free surface. The blastopore arises as a singular point of a field of the planar surface movement surrounded by a toroidal surface (“border torus”, BT) and having a zero velocity of the planar flow. BT is a region of the peak velocity difference, which makes it an origin of natural variation in the gastrulation process. The evolution of gastrulation begins with the blastopore closure and continues by origination of new earlier stages of its development through an increase of the blastopore diameter (*retrograde evolution*). The mechanics of gastrulation movements concedes only three reproducible types of distribution of the sources and sinks at the BT surface each being realized in the blastopore evolution and originating independently. First, this is a “unilateral” gastrulation of *Lophotrochozoa* with two bilateral surface flows moving over BT between the source and sink situated at opposite (dorsal and ventral) BT poles. Second, this is a “bilateral” gastrulation of Ecdysozoa with two bilaterally symmetrical surface sources and two sinks at opposite (anterior and posterior) BT poles. At last, this is a “radial” gastrulation of Deuterostomia and Chordates: one pole of the BT circumference (dorsal pole) is a sink of the surface coming from two sources – from the outer surface adjacent to a sink, and from the opposite (ventral) BT pole. Tracing of the Chordate evolution from Amphioxus to Amniotes shows a gradual displacement of gastrulation movements to antecedent developmental stages by a directional accumulation and fixation of the heterochronies designed by the normal variability of morphogenesis. The constancy of a “backward” direction of evolution follows from the dynamics of developmental variability being at a maximum at earlier developmental stages.

Key words: morphogenesis, blastopore, gastrulation, retrograde evolution

УДК 578.346

АЛГЕБРАИЧЕСКАЯ ГЕОМЕТРИЯ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ

Ю.Л. Войтеховский

*Геологический институт ФИЦ КНЦ РАН
woyt@geoksc.apatity.ru*

Ранее автором показано широкое распространение полиэдрических структур типа фуллеренов в живой и минеральной природе. Наиболее ярко они проявлены в капсидах икосаэдрических вирусов, геометрия которых хорошо изучена. В этой статье показано, что их номенклатура, классификация и потенциальные трансформации могут быть лаконично описаны средствами матричной алгебры.

Ключевые слова: фуллерены, капсиды икосаэдрических вирусов, номенклатура, гомологические ряды, классификация, трансформации, матричная алгебра.

ВВЕДЕНИЕ

Ранее автором показано широкое распространение в минеральной и живой природе полиэдрических структур типа фуллеренов, на которых разрешены только 5-угольные (ровно 12) и 6-угольные (все остальные) грани (Voytekhovskiy, 2015). При этом в самых симметричных фуллеренах легко узнаваем додекаэдрический мотив, ведь простейший фуллерен – именно платонов додекаэдр, а наиболее стабильный фуллерен C_{60} – усеченный платонов икосаэдр. В скелетах радиолярий встречены додекаэдрический (*Circogonia dodecahedra* Häckel) и икосаэдрический (*Circogonia icosahedra* Häckel) мотивы. В капсидах сферических вирусов ярко выражен последний (рис. 1). Тот факт, что додекаэдр и икосаэдр геометрически дуальны друг другу, позволяет легко перейти от одного к другому и дать общие классификацию и номенклатуру для структур на их основе. «Номенклатура и классификация вирусов – трудная область вирусологии... Группировка может быть основана на морфологических и физиологических критериях. Идеал, к которому мы стремимся – это создать такую классификацию, которая отражала бы эволюционные и филогенетические взаимоотношения

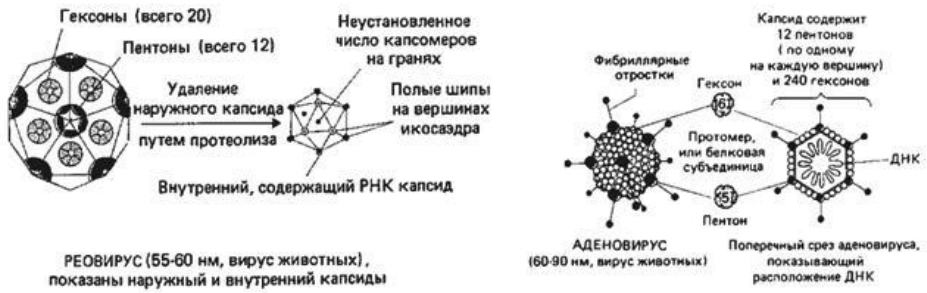


Рис. 1. Строение икосаэдрических вирусов (Рис, Стернберг, 2002).

организмов, а также обеспечивала бы удобную и рациональную систему номенклатуры» (Лурия и др., 1981, с. 18–23). В части морфологии названные задачи решаются в предлагаемой статье.

ПРЕДШЕСТВУЮЩИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Принципы строения капсидов икосаэдрических вирусов из капсомеров (субъединиц, сферических белковых глобул) и их классификация предложены в основополагающей статье (Caspar, Klug, 1962). Всякий капсид построен из 20 равносторонних треугольных мега-граней – фрагментов плоской сетки, образованной глобулами по принципу плотнейшей гексагональной упаковки. Линии глобул не обязательно совпадают с ребрами мега-граней, что и создавало проблему отыскания общей формулы для их числа в капсиде. В указанной статье анонсирована теорема, перечислившая разрешённые для икосаэдрических капсидов «триангуляционные числа» $T = P f^2$, где $P = h^2 + hk + k^2$, $0 < h \leq k \leq 0$ – любые пары целых чисел без общих делителей, $f = 1, 2, 3 \dots$. Ее доказательство впервые дано в статье (Schmalz et al., 1988, p. 1124–1125). По сути, h и k – координаты конца базального ребра мега-граней в координатной (60°) декартовой системе координат, согласованной с плотнейшей гексагональной упаковкой глобул (рис. 2).

В основу описания икосаэдрических капсидов сегодня положены именно триангуляционные числа T (таблица 1). В этом есть известное удобство. Число глобул

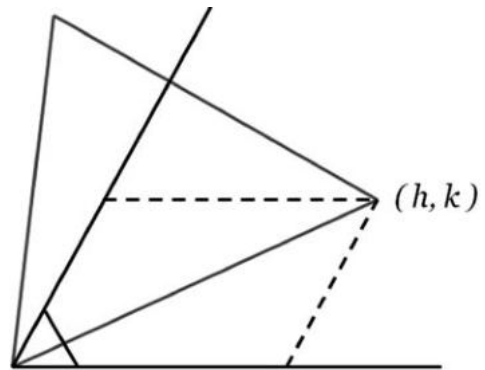


Рис. 2. К описанию икосаэдрического капсида.

Таблица 1. Триангуляционные числа T.

$k \setminus h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	4	9	16	25	36	49	64	81	100
1	3	7	13	21	31	43	57	73	91	111
2		12	19	28	39	52	67	84	103	124
3			27	37	49	63	79	97	117	139
4				48	61	76	93	112	133	156
5					75	91	109	129	151	175
6						108	127	148	171	196
7							147	169	193	219
8								192	217	244
9									243	271
10										300

в капсиде равно $M=10T+2$. Они образуют морфологические субъединицы: 12 пентамеров и $10(T-1)$ гексамеров. При этом $T=(m-1)^2$, где m – число глобул на ребре мега-границы, если они согласованы по направлению (Voytek-hovskiy, 2016). Кроме того, $20T$ – число элементарных треугольных граней у любого икосаэдра, моделирующего капсид. Для многих вирусов эти характеристики известны: бактериофаг $\phi X174$: $T=1$, $M=12$, $m=2$, $(h, k)=(1, 0)$; вирус желтой мозаики турнепса: $T=3$, $M=32$, $(h, k)=(1, 1)$; вирус полиомы: $T=4$, $M=42$, $m=3$, $(h, k)=(2, 0)$; паповавирус: $T=7$, $M=72$, $(h, k)=(2, 1)$; реовирус: $T=9$, $M=92$, $m=4$, $(h, k)=(3, 0)$; ротавирус: $T=13$, $M=132$, $(h, k)=(3, 1)$; вирусы герпеса и ветряной оспы: $T=16$, $M=162$, $m=5$, $(h, k)=(4, 0)$; аденовирус и вирус собачьего гепатита: $T=25$, $M=252$, $m=6$, $(h, k)=(5, 0)$; радужный вирус: $T=81$, $M=812$, $m=10$, $(h, k)=(9, 0)$.

Анализ таблицы показывает наличие изомеров – вирусов с одинаковым триангуляционным числом. Для $T=49$ их можно различить по симметрии: капсид $(h, k)=(7, 0)$ имеет точечную группу симметрии $-3-5m$, капсид $(5, 3)$ – точечную группу симметрии 235 (в современной кристаллографической нотации). Но для $T=91$ оба капсида $(9, 1)$ и $(6, 5)$ имеют симметрию 235 . При этом символом (h, k) строение любого капсида фиксируется однозначно. Именно его целесообразно положить в основу номенклатуры.

КЛАССЫ $-3-5m$ И 235

В статье (Caspar, Klug, 1962, p. 15, Table 1) предложено деление икосаэдрических капсидов на три класса. Первый (верхняя строка табл. 1) порождается простейшим капсидом $(1, 0)$ – икосаэдром, в вершинах которого расположены белковые глобулы. Остальные капсиды класса получаются увеличением грани икосаэдра с помощью коэффициентов подобия $f=2, 3, 4, \dots$ при той же ориентировке в системе координат, согласованной с плотнейшей гексагональной упаковкой глобул (рис. 2). Этот класс логично обозначить $(f, 0)$.

Таблица 2. Триангуляционные числа T для генераторов.

$k \setminus h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1									
1		7	13		31	43		73	91	
2			19				67		103	
3				37	49		79	97		139
4					61				133	
5						91	109		151	
6							127			
7								169	193	
8									217	
9										271
10										

Второй класс (диагональ табл. 1) аналогично порождается капсидом $(1, 1)$ – додекаэдром, над гранями которого надстроены пентагональные пирамиды. Его можно обозначить (f, f) . **Авторы статьи замечают, что капсиды** обоих классов обладают плоскостями симметрии в отличие от остальных капсидов, обладающих только поворотными осями. Судя по тому, что остальные капсиды названы «skew classes» (скошенные классы), каждый символ (h, k) **означает отдельный класс, в каждом – один капсид. Это не логично**, так как преобразование подобия любой капсид порождает бесконечную гомологическую серию одинаково устроенных капсидов: $(h, k) \rightarrow (fh, fk)$... По сути, табл. 1 состоит из гомологических серий, начинающихся с капсидов (h, k) , у которых h и k не имеют общих делителей.

Таблица 1 содержит еще более интересные связи. В первую очередь заметим, что капсид $(1, 1)$ получается из $(1, 0)$ как усеченный икосаэдр из додекаэдра – дуальным переходом и отсечением вершин. Как это выразить алгебраически? На целочисленной решетке (рис. 1) ребра двух капсидов (h_1, k_1) и (h_2, k_2) выражаются друг через друга линейно. Пусть искомое преобразование имеет вид: $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (ah_1 + bk_1, ch_1 + dk_1)$. В статье (Voitekhnovsky, 2016) показано, что оно утраивает триангуляционное число. Из условия $T_2 = 3T_1$ находим, что для любого (h_1, k_1) оно разрешимо лишь в одном случае: $(h_1, k_1) \rightarrow (h_1 + 2k_1, h_1 - k_1)$. Подстановкой легко убедиться в переходах $(f, 0) \rightarrow (f, f) \rightarrow (3f, 0) \rightarrow (3f, 3f)$... Тем самым гомологические серии $(f, 0)$ и (f, f) объединяются в класс $-3-5m$. Аналогично объединяются в классы 235 по две гомологические серии, образованные капсидами (h, k) и $(h+2k, h-k)$, у которых h и k не имеют общих делителей. Капсиды (h, k) , не сводимые к более простым в ряду гомологов, ранее названы автором генераторами. Критерии генератора: h и k взаимно просты, $h-k$ не делится на 3 (табл. 2).

ОБЩЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ КАПСИДА

Возникает вопрос, нельзя ли найти общее преобразование $(h_1, k_1) \rightarrow$

(h_2, k_2) , преобразующее любой капсид в любой другой, как это сделано для фуллеренов, моделирующих микроразволюции скелетов радиоларий (Voytekhovsky, Stepenshchikov, 2016)? В этом случае задача состоит в повороте вектора (h_1, k_1) на некоторый угол α до вектора (h_2, k_2) и дополнительном растяжении/сжатии (рис. 3).

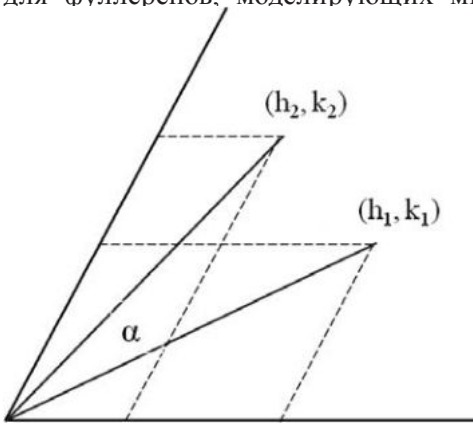


Рис. 3. К описанию преобразований икосаэдрического капсида.

В ортогональной декартовой системе координат такое преобразование имеет вид

где $\alpha = \alpha_2 - \alpha_1$, коэффициент растяжения $t = (T_2/T_1)^{1/2}$. Формулы перехода к косоугольной (60°)

$$y_1 = T_1^{1/2} \sin \alpha_1, x_2 = \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} t & 0 \\ 0 & t \end{pmatrix} \text{ ат: } x_1 = T_1^{1/2} \cos \alpha_1, \text{ вки и преобразований получаем:}$$

Выражаем тригонометрические функции через стороны треугольников (рис. 3) и получаем: $\begin{pmatrix} \cos \alpha_2 & \sin \alpha_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos \alpha_1 & \sin \alpha_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix}$ вание:

Задав $\begin{pmatrix} 2h_2 + k_2 \\ \sqrt{3} k_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2h_1 + k_1 \\ \sqrt{3} k_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix} \sqrt{T_2/T_1}$ и угол $0 \leq \alpha \leq 60^\circ$ Рас ак, для гомологических серий $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (f h_1, f k_1)$ подстановкой получим:

из чего следует $\cos \alpha = 1, \sin \alpha = 0$ то есть $\alpha = 0$. Это так, ведь указанные серии объединяю $\begin{pmatrix} 2h_1 + k_1 \\ \sqrt{3} k_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2h_1 + k_1 \\ \sqrt{3} k_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix}$ ироваными в систем

Более интересен случай дуальных преобразований $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (h_1 + 2k_1, h_1 - k_1)$. Здесь получаем общее решение в виде:

$$\alpha = \arcsin \left[\frac{1}{2} - 3k_1(h_1 + k_1) / 2T_1 \right].$$

При $k_1=0$ получим $\alpha=30^\circ$, при $k_1=h_1$ получим $\alpha=-30^\circ$, в обоих случаях коэффициент растяжения равен $\sqrt{3}$. Это верно в общем виде: в дуальных преобразованиях последовательные переходы отличаются только знаком поворота.

ВЫВОДЫ

- Номенклатуру икосаэдрического капсида предложено строить на символе (h, k) его мега-икосаэдрической грани, однозначно фиксирующем ее положение в решётке капсомеров (белковых глобул), организованной по принципу плотнейшей гексагональной упаковки.
- Классификация капсидов по точечным группам симметрии $-3-5m$ (с плоскостями) и 235 (без них) логична, но это лишь первый шаг. Класс $-3-5m$ состоит из гомологических серий $(f, 0)$ и (f, f) , где $f=1, 2, 3, \dots$, связанных дуальным переходом $(h_1, k_1) \rightarrow (h_1+2k_1, h_1-k_1)$.
- Класс 235 тоже состоит из гомологических серий (f, h, f, k) , порождаемых генераторами (h, k) , узнаваемыми по критерию: h и k взаимно просты, $h-k$ не делится на 3. У каждой серии в классе 235 есть другая, связанная с ней дуальным переходом $(h_1, k_1) \rightarrow (h_1+2k_1, h_1-k_1)$.
- Получено матричное преобразование, описывающее любой переход $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2)$. Икосаэдрические капсиды – редкий случай биологической организации, когда удалось получить столь общий результат, даже если он имеет лишь теоретическое значение.
- Представляют интерес следующие задачи: о частоте встречаемости икосаэдрических вирусов классов $-3-5m$ и 235 , в частности – различных видов (h, k) , еще детальнее – изомеров с разными (h, k) , но одним триангуляционным числом T .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лурия С., Дорнелл Дж., Балтимор Д., Кэмпбелл Э. 1981. Общая вирусология. М.: Мир. 680 с.
- Рус Э., Стернберг М. 2002. Введение в молекулярную биологию: от клеток к атомам. М.: Мир. 142 с.
- Caspar D.L.D., Klug A. 1962. Physical principles in the construction of regular viruses // Cold Spring Harbor symp. Quant. Biol. V. 27. P. 1–24.
- Schmalz T.G., Seitz W.A., Klein D.J., Hite G.E. 1988. Elemental carbon cages // J. Am. chem. soc. V. 110. N 4. P. 1113–1127.
- Voytekhovskiy Yu.L. 2015. Biomineral analogues in ontogeny and phylogeny // Paleont. j. V. 49. N 14. P. 1691–1697.

Voytekhovskiy Yu.L. 2016. Homological series of icosahedral viruses and fullerenes // *Paleont. j.* V. 50. N 13. P. 1505–1509.

Voytekhovskiy Yu.L., Stepenshchikov D.G. 2016. Fullerene transformations as analogues of radiolarian skeleton microevolution // *Paleont. j.* V. 50. N 13. P. 1544–1548.

The icosahedral viruses algebraic geometry

U.L. Vo'thekovskiy

Earlier, author has shown the wide distribution of polyhedral structures of fullerenes type structures in a living and mineral nature. They are most clearly displayed in the capsids of icosahedral viruses, whose geometry is studied well. This article shows that their nomenclature, classification and potential transformations can be succinctly described by the means of matrix algebra.

Key words: fullerenes, capsids of icosahedral viruses, nomenclature, homologous series, classification, transformations, matrix algebra.

УДК 563.14:591.471.1(551.734/736)

ГИГАНТИЗМ И МИНИМАЛИЗМ РАДИОЛЯРИЙ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

М.С. Афанасьева

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

Явление гигантизма и минимализма у радиолярий позднего палеозоя очень необычно, но это не уродство, а наследуемые особенности морфологии. Анализ 618 скелетов радиолярий показал, что общий тренд увеличения максимального условного диаметра условной клетки возрастает в 11 раз от 2% в девоне до 21,5% в карбоне–перми. Тенденция увеличения размеров скелетов и явление гигантизма у радиолярий позднего палеозоя, вероятно, могли быть признаком вымирания и отражать угасание радиолярий перед массовыми вымираниями на границах девона и карбона (97,8% видов), перми и триаса (99,0% видов).

Ключевые слова: радиолярии, гигантизм, минимализм, массовое вымирание, поздний палеозой.

Одной из удивительных черт эволюции фактически всех организмов является тенденция к прогрессивному увеличению размеров тела вплоть до гигантизма. Однако каждый раз это оказывалось эволюционным тупиком. Формы гигантизма зафиксированы среди многих животных, например, млекопитающие, завроподы, птицетазовые динозавры, современные рептилии, аммониты, фораминиферы (нуммулиты) и многие другие. Любой живой организм или эволюционная группа проходят положенные стадии развития: зарождение, развитие, расцвет и угасание. Часто к закату развития какой-либо эволюционной ветви природа награждает ее гигантскими формами.

Явление гигантизма отвечает правилу Э. Копа (Cope, 1904) и Ч. Депере (Dépéret, 1907; Депере, 1915), согласно которому в процессе эволюции во многих филогенетических ветвях происходит увеличение размеров организмов, т. е. развитие идет от мелких предковых форм к более крупным.

После достижения критических размеров происходит вымирание группы. Эта закономерность в полной мере проявилась и у радиолярий позднего палеозоя. Причины гигантизма скелетов радиолярий пока еще полностью не ясны. Но это не уродство, а наследуемые особенности морфологии.

Богатство геометрических форм скелетов радиолярий поражает своей изысканностью и разнообразием. Встречаются шары, диски, треугольники и пропеллеры, конусы и многие-многие другие причудливые формы, осложненные различными иглами. Но как бы ни отличалась одна форма скелета радиолярий от другой, в воде парит лишь шаровидный, эллипсоидный или слегка сплюснутый комочек цитоплазмы с многочисленными волосовидными аксоподиями. Внутри цитоплазматического тела радиолярий находится минеральный кремневый скелет. Наружу могут торчать только кончики самых длинных игл, но и они покрыты пленкой (Anderson, 1983; Петрушевская, 1986; Matsuoka, 1992). Скелет у радиолярий – исключительно внутренний.

Радиолярии очень малы. Большинство радиолярий нельзя рассмотреть простым глазом. Размеры их живой клетки составляют, как правило, 200–500 мкм. Изучение современных радиолярий выявило интересную закономерность, при которой, если основной скелет имеет диаметр больше 150–300 мкм, то радиальные скелетные иглы короткие (менее 200–300 мкм), если же величина диаметра скелета измеряется только несколькими десятками микрон, то иглы бывают длиной до 1200–1500 мкм. При этом пространство, занимаемое особью, остается примерно одинаковым (Anderson, 1980, 1981, 1983).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В ископаемом состоянии сохраняются только скелеты радиолярий. В связи с этим при анализе величины скелета древних радиолярий учитывался диаметр условной клетки: $D_k = D_c + L_1 + L_2$, где D_c – диаметр сферы, L_1 и L_2 – длина основных игл (рис. 1).

Анализ диаметра условной клетки $D_k = D_c + L_1 + L_2$ выбран в связи с тем

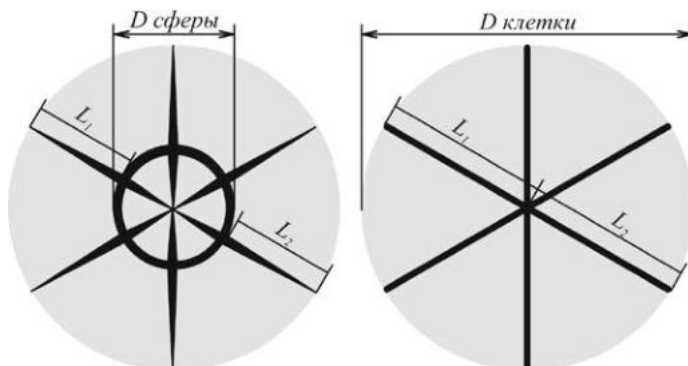
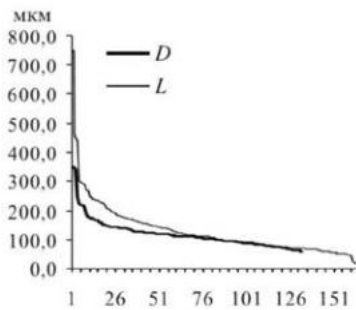


Рис. 1. Модель условной клетки радиолярий: $D_{клетки}$ – диаметр условной клетки (D_k), $D_{сферы}$ – диаметр сферы (D_c), L_1 и L_2 – длина основных игл.



Экземпляры		
Размеры в мкм	D	L
Очень большие, очень длинные и т.д.	360,0–180,1	1400,0–750,0–250,1
Большие, длинные и т.д.	180,0–130,1	250,0–153,1
Маленькие, короткие и т.д.	130,0–88,1	153,0–52,1
Очень маленькие, очень короткие и т.д.	88,0–20,0	52,0–15,0

Рис. 2. Морфометрические параметры скелетов радиолярий палеозоя: D – диаметр внешней сферы, L – длина основных игл.

что, если сравнивать скелеты только по величине диаметра сферы D_c или учитывать только длину двух диаметрально расположенных основных игл L_1 и L_2 , то получается разногласие в оценке условного размера скелета:

(1) иногда диаметр сфер очень большой (180–360 мкм), а иглы очень маленькие (15–52 мкм) (рис. 2; табл. I, фиг. 5, 8); в этом случае по формуле $D_k = D_c + L_1 + L_2$ они попадают в «средние» формы, хотя по величине диаметра это «гиганты», а по длине основной иглы «очень маленькие»;

(2) иногда наоборот (рис. 2; табл. I, фиг. 6, 7), сферы крохотные (20–88 мкм, т. е. это «очень маленькие» формы), а иглы огромные (>250 мкм, т. е. «гиганты»), однако по формуле $D_k = D_c + L_1 + L_2$ просто «большие».

Проведенный сравнительный анализ 618 скелетов радиолярий позднего палеозоя (232 вида из 62 родов) показал (рис. 3,а; рис. 4,а), что для этого временного интервала были характерны формы с диаметром условной клетки 201–500 мкм, которые принадлежат более чем половине исследованных особей – 59,1% (табл. I, фиг. 1, 3, 5, 10, 11). Радиолярии с большим условным скелетом (501–840 мкм) представлены 23,6% проанализированных экзем-

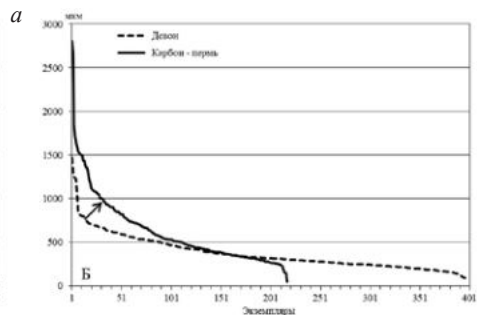
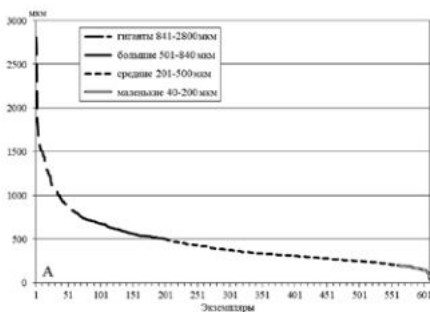


Рис. 3. Размеры условной клетки радиолярий: а – позднего палеозоя; б – девона (---) и карбона–перми (—), стрелкой указано направление тренда.



Рис. 4. Относительное содержание гигантских, больших, средних и маленьких скелетов радиолярий в позднем палеозое (а), в девоне (б) и в карбоне–перми (в).

пляров (табл. I, фиг. 7, 9). Скелеты-гиганты, достигающие 841–2800 мкм в диаметре условной клетки, составляют 9,1% от общего числа изученных радиолярий (табл. I, фиг. 6). Противоположным феноменом являются очень маленькие скелеты с размером диаметра условной клетки менее 200 мкм, которые характерны для 8,2% исследованных форм (табл. I, фиг. 4, 8).

Совсем крошечные скелеты, с размером сферы менее 50 мкм и условным диаметром менее 90 мкм типичны для современных радиолярий, но такие формы крайне редко сохраняются в отложениях палеозоя. В нашей коллекции присутствуют только два экземпляра подобных радиолярий (табл. I, фиг. 2, 12): *Bientactinosphaera* sp. из сакмарских отложений Южного Урала и *Entactinia micula* Foreman, 1963 из среднего франа Тимано-Печорского бассейна.

Таким образом, гигантские (9,1%) и маленькие (8,2%) скелеты радиолярий позднего палеозоя представляют собой два противоположных отклонения от больших (23,6%) и средних (59,1%) значений диаметра условной клетки (рис. 4,а).

ГИГАНТИЗМ И МИНИМАЛИЗМ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

Среди радиолярий позднего палеозоя в настоящее время известны представители 496 видов из 119 родов. С целью выявления закономерностей проявления гигантизма и минимализма были проанализированы параметры 618 скелетов, принадлежащих 232 видам из 62 родов, т. е. около половины известных таксонов радиолярий (46,7% видов и 52,1% родов). Общая тенденция увеличения размеров скелетов реализовалась в четырех классах радиолярий (рис. 5,а): *Sphaerellaria* – 97 видов (41,8%), *Spumellaria* – 65 видов (28,0%), *Stauraxonaria* – 28 видов (12,1%), *Aculearia* – 42 вида (18,1%).

В девоне на сегодняшний день известны представители 274 видов из 74 родов радиолярий. Проанализированы размеры 394 скелетов, относящихся к 141 виду (51,5%) из 36 родов (48,7%) (рис. 5,б): *Sphaerellaria* – 71 вид (50,4%), *Spumellaria* – 32 вида (22,7%), *Stauraxonaria* – 4 вида (2,8%),

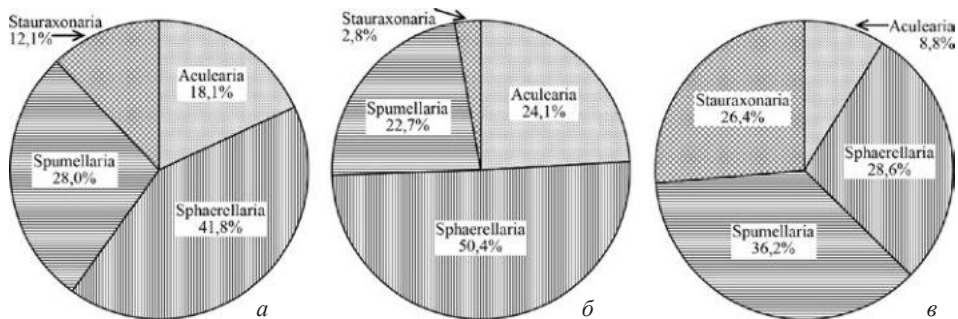


Рис. 5. Относительное содержание исследованных видов в разных классах радиолярий в позднем палеозое (а), в девоне (б) и в карбоне–перми (в).

Aculearia – 34 вида (24,1%).

Радиолярии карбона и перми в настоящее время объединяют 230 видов из 78 родов. Проанализированы параметры 224 скелетов, принадлежащих 91 виду (39,6%) из 34 родов (43,6%) (рис. 5,в): Sphaerellaria – 26 видов (28,6%), Spumellaria – 33 вида (36,2%), Stauraxonaria – 24 вида (26,4%), Aculearia – 8 видов (8,4%).

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ЯВЛЕНИЯ ГИГАНТИЗМА У РАДИОЛЯРИЙ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

В истории позднего палеозоя тенденция к гигантизму была отчетливо выражена во многих филетических линиях четырех классов радиолярий, при этом четко выделяются две группы высоких таксонов, которые характеризуются во времени обратной зависимостью формирования гигантских и больших скелетов (рис. 6): классы Sphaerellaria и Aculearia, классы Spumellaria и Stauraxonaria. На границе девона и карбона происходит перераспределение соотношения этих классов радиолярий.

С одной стороны, на протяжении всего позднего палеозоя доминировали гигантские и большие Sphaerellaria (66,3%), которым тенденция ги-

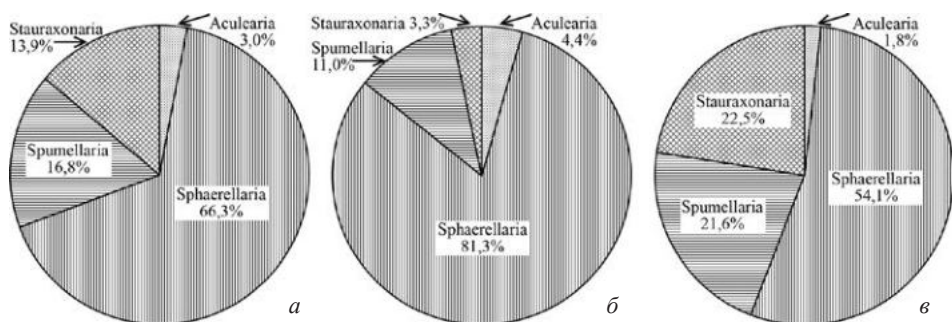


Рис. 6. Относительное суммарное содержание гигантских и больших скелетов в разных классах радиолярий в позднем палеозое (а), в девоне (б) и в карбоне–перми (в).

гантства была особенно свойственна (рис. 6,а). В девоне они насчитывали 81,3% от общего числа исследованных представителей данного класса (рис. 6,б). Однако в карбоне и перми их значение ослабевает до 54,1% (рис. 6,в). Среди иглистых радиолярий из класса *Aculearia* также наблюдается обратная зависимость доминирования видов с гигантскими и большими скелетами. Их численное преобладание уменьшается от 4,4% в девоне до 1,8% в карбоне и перми (рис. 6,б, в).

С другой стороны, характерной группой являются радиолярии из класса *Sponellaria*, в разных ветвях которого нередко появлялись крупные формы скелетов. Численное преобладание гигантских и больших скелетов *Sponellaria* значительно возросло в конце палеозоя от 11,0% в девоне до 21,6% в карбоне и перми (рис. 6,б, в). Однако наиболее показательны ставраконные радиолярии. Численное преобладание гигантских и больших скелетов *Stauraxonaria* возросло к концу палеозоя почти в семь раз от 3,3% в девоне до 22,5% в карбоне и перми (рис. 6,б, в).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Решение вопроса о гигантизме и минимализме скелетов радиолярий позднего палеозоя представляет собой как самостоятельный научный интерес, с целью подтверждения правила Копа–Депере (Cope, 1904; Deperet, 1907; Депере, 1915), так и служит ключом к пониманию среды обитания ископаемых радиолярий и реконструкции экологической обстановки древних бассейнов осадконакопления. Гигантизм мог быть связан с обилием питательных веществ и растворенного кремнезема в бассейнах обитания радиолярий: условия прибрежного апвеллинга и повышение вулканической активности. Минимализм радиолярий мог отражать неблагоприятные условия окружающей среды.

Полярные по размерам морфотипы формировались под влиянием среды и условий обитания. Наблюдается обратная закономерность роли гигантских и маленьких особей в девоне и в карбоне–перми, которая отражает, скорее всего, изменение экологической ситуации.

И, наконец, отмечено прогрессирующее совместное доминирование (рис. 6,б, в) гигантских и больших видов *Sponellaria* и *Stauraxonaria* от 13,3% в девоне до 44,1% в карбоне–перми и ослабевание тенденции к гигантизму у *Sphaerellaria* и *Aculearia* от 85,7% в девоне до 55,9% в карбоне–перми, что отражало, скорее всего, изменение условий существования радиолярий в древних бассейнах.

Все это может свидетельствовать о приуроченности радиолярий в карбоне и перми к океанским шельфам, которые постепенно сужались на фоне формирования и воздымания Пангеи и общего похолодания климата.

Таким образом, в позднем палеозое тенденция к гигантизму была отчетливо выражена во многих филетических линиях четырех классов радиолярий. При этом показано, что гигантские и большие скелеты составляли

32,7% от общего числа исследованных радиолярий (рис. 4,а).

Увеличение размеров скелетов можно рассматривать как одну из форм узкой специализации. Однако новые виды чаще возникают от маленьких форм, чем от видов гигантов. Виды мелких организмов легче переживают различные природные катастрофы. Они быстрее приспосабливаются к изменяющимся условиям среды и обеспечивают большую вероятность появления благоприятных в данных условиях наследственных отклонений – мутаций.

Тенденция увеличения общих размеров скелетов и явление гигантизма у радиолярий позднего палеозоя, вероятно, могли быть признаком вырождения. Общий тренд (рис. 3,б; рис. 4,б, в) приумножения количества скелетов радиолярий с максимальным диаметром условной клетки увеличивается в 11 раз от 2,0% в девоне до 21,5% в карбоне и перми. Это, по-видимому, отражает угасание эволюционных ветвей перед массовым вымиранием в конце палеозоя.

Эволюция радиолярий в геологическом прошлом носила периодический характер, когда появление новых таксонов сменялось их расцветом, а затем вымиранием. При этом на границе девона и карбона перестало существовать 97,8% видов, а на границе перми и триаса отмечено катастрофическое вымирание 99,0% видов радиолярий палеозоя.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Денере Ш.* 1915. Превращения животного мира (Превращения животного мира) / Пер. Ю. Жемчужникова; под ред. и с предисловием А. Борисяка. Петроград: Тип. М. Стасюлевича. 269 с.
- Петрушевская М.Г.* 1986. Радиоляриевый анализ. Л.: Наука. 200 с.
- Anderson O.R.* 1980. Radiolaria // *Biochemistry and physiology of Protozoa*. V. 10. No. 3. P. 1–42.
- Anderson O.R.* 1981. Radiolarian fine structure and silica deposition // *Silicon and siliceous structures in biological systems* (T.L. Simpson and B.E. Volcani eds.). N-Y: Springer-Verlag. P. 347–380.
- Anderson O.R.* 1983. Radiolaria. New York: Springer-Verlag. 450 p.
- Cope E.D.* 1904. The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago, IL: Open Court Publication. 574 p.
- Depéret Ch.* 1907. Les transformations du monde animal. Paris: Flammarion. 360 p.
- Matsuoka A.* 1992. Skeletal growth of a spongiöse radiolarian *Dictyocoryne truncatum* in laboratory culture // *Marine Micropaleontology*. No. 19. P. 287–298.

Объяснение к таблице I

Разноразмерные скелеты радиолярий:

гигантские (6), большие (7, 9), средние (1, 3, 5, 10, 11) и маленькие (2, 4, 8, 12)

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита; Тимано-Печорский бассейн (фиг. 1–4, 9, 10). Нижняя пермь, ассельский ярус (фиг. 7, 8) и сакмарский ярус (фиг. 5, 6, 11, 12); Южный Урал, р. Самара, с. Кондуровка.

Фиг. 1. *Ceratoikiscum ukhtensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/106-09925 (штрих=82 мкм), р. Лыайоль, обн. 1904, с прикрепленным скелетом *Entactinia micula* Foreman, 1963.

Фиг. 2. *Entactinia micula* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5311/028-09927 (штрих=16 мкм), р. Лыайоль, обн. 1904.

Фиг. 3. *Moskovistella additiva* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/120-04936 (штрих=37 мкм), скв. Шуда-Яг-1003, обр. 78 (инт. 68,4–69,3 м) с прикрепленным скелетом *Nazarovites pinnula* Afanasieva, 2000.

Фиг. 4. *Nazarovites pinnula* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/093-12109 (штрих=20 мкм), скв. Шуда-Яг-1003, обр. 78 (инт. 68,4–69,3 м).

Фиг. 5. *Copicyntra fragilispinosa* Kozur et Mostler, 1989, экз. ПИН, № 5481/256-16853 (штрих=95).

Фиг. 6, 7. *Apophysiacus pycnoclada* (Nazarov et Ormiston, 1985): 6 – экз. ПИН, № 5481/176-16852 (штрих=95 мкм); 7 – экз. ПИН, № 5481/176-16525 (штрих=63 мкм).

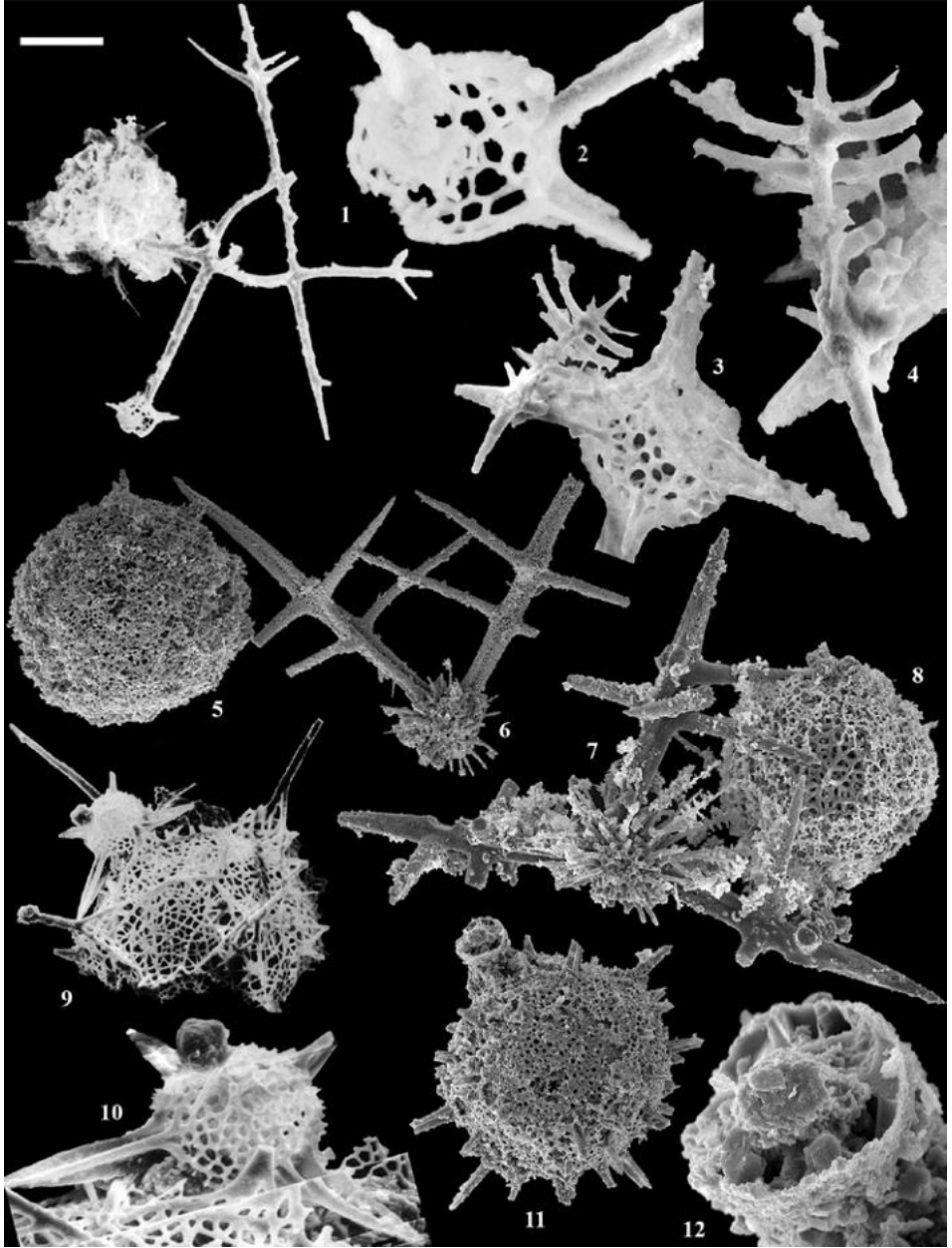
Фиг. 8. *Pluristratoentactinia* sp., экз. ПИН, № 5481/259-16527 (штрих=63 мкм).

Фиг. 9. *Polyentactinia zhamoidai* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/011-04420 (штрих=79 мкм), скв. Шуда-Яг-1003, обр. 29 (инт. 105–106 м) с прикрепленным скелетом *Entactinia bogdanovi* Afanasieva, 2000.

Фиг. 10. *Entactinia bogdanovi* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/115-04418 (штрих=33 мкм), скв. Шуда-Яг-1003, обр. 29 (инт. 105–106 м).

Фиг. 11. *Copicyntra multispinosa* Kozur et Mostler, 1989, экз. ПИН, № 5481/254-16328 (штрих=71 мкм) с прикрепленным скелетом *Bientactinosphaera* sp.

Фиг. 12. *Bientactinosphaera* sp., экз. ПИН, № 5481/324-16330 (штрих=16 мкм).



Gigantism and minimalism of Late Paleozoic radiolarians

M.S. Afanasieva

The phenomenon of gigantism and minimalism of skeletons of the Late Paleozoic radiolarians is very unusual and has not been studied yet. But this is not an ugliness, but most likely inherited features of morphology. Analysis of 618 radiolarian skeletons showed that the general trend of the increasing in the number of skeletons of radiolarians with the maximum diameter of the hypothetical cell increases in eleven times from 2% in the Devonian to 21.5% in the Carboniferous and Permian. The tendency of increasing the size of skeletons and the phenomenon of gigantism of the Late Paleozoic radiolarians, possibly, could be a sign of degeneration and reflect the extinction of the radiolarian evolutionary branches before Paleozoic mass extinction on the boundaries of Devonian and Carboniferous (97.8% of species), Permian and Triassic (99.0% of species).

Key words: Radiolaria, gigantism and minimalism of skeletons, mass extinction, Late Paleozoic

УДК 563.61

**МАССОВОЕ РЕГЕНЕРАТИВНОЕ ПОЧКОВАНИЕ
BOTHROPHYLLUM CONICUM TRD КАК НАЧАЛО
ВОЗНИКНОВЕНИЯ КОЛОНИАЛЬНЫХ ФОРМ
(СРЕДНИЙ КАРБОН, ПОДМОСКОВЬЕ)**

Е.С. Казанцева, С.В. Рожнов

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

Bothrophyllum conicum является одним из немногих видов ругоз, у которого при определенных условиях наблюдается усиленное почкообразование. Примерно у трети экземпляров этого вида, собранных из заброшенного Ямского карьера, на материнском кораллите отмечается хотя бы одна почка. Характер почкообразования указывает на регенерацию по типу морфаллаксиса, хотя для *Bothrophyllum conicum* характерны все три известных типа регенерации. Эпиморфоз характеризуется дотравиванием поврежденной зоны, частным случаем которого является заживание. Компенсаторная регенерация выражена в восстановлении диаметра кораллита и типичной аранжировки септ после сокращения его диаметра и «омоложения» аранжировки септ. Морфаллаксис является наиболее морфогенетически сложным процессом, при котором возможно развитие одной или нескольких почек на материнском кораллите из остатков тканей поврежденного кораллита. Перестройка поврежденной ткани при морфаллаксисе сходна с бесполом размножением закономерностями аранжировки новых септ, организованных на положении почек относительно скелетных элементов материнского кораллита. В случае, когда материнский кораллит погибает, образуя множественные почки, пространство между почками продолжает развиваться и расти, образуя вокруг кораллитов почек нечто вроде соединительной ткани с большим количеством скелетных элементов. Возможно, эта ткань материнского организма между почками является «кормовой базой» роста новообразованных почек, по аналогии с ценосарком у колониальных форм. Расположение плоскости симметрии, проходящей через главную и противоположную септы почки, обычно совпадает с направлением наиболее выраженной септы материнского кораллита, которая подстилает почку. Иногда, при отсутствии в основании почки доминирующей септы, плоскость симметрии перпендикулярна материнским септам.

Ключевые слова: кораллы, ругозы, палеозой, регенерация, морфаллаксис, эпиморфоз, компенсаторная регенерация, онтогенез, почкование, колониальность

ВВЕДЕНИЕ

Четырехлучевые кораллы, или ругозы – это обширная группа морских бентосных беспозвоночных животных типа Cnidaria, с кальцитовым скелетом, одиночные и колониальные. Древнейшие ископаемые остатки ругоз известны с ордовика – *Lambelasma* sp., из дарривильского яруса среднего ордовика Ирана (Baars et al., 2013), и просуществовали до конца перми. Основная терминология, используемая в работе, была описана в Третизах (Hill, 1981). Род *Bothrophyllum* характеризуется широким распространением (нижний (средний) карбон – нижняя пермь России, Европы, Америки, Японии, Египта, Алжира), и большим количеством входящих в его состав видов. Строение скелета наиболее схоже со строением кораллитов рода *Timania* Stuckenberg, 1895, но в онтогенезе последнего присутствует амплексоидная стадия развития септ. Также у рода *Bothrophyllum* отсутствуют боковые фоссулы на взрослых стадиях, отмечается двухзонное строение диссепиментариума, малые септы несколько длиннее, нежели чем у *Timania*. Сходство рода *Bothrophyllum* отмечается с родом *Siedleckia* Fedorowski, 1975. Отличается отсутствием перистого расположения септ относительно боковых протосепт и отсутствием осевой структуры.

Данный род отличается частой встречаемостью экземпляров с различными типами почкования: боковым и внутривафельным. Существование почек упоминалось в литературе неоднократно (Добролюбова, 1937; Сошкина, 1962; Друщиц, 1974; Рожнов, 1974, 2013 и др.) Все экземпляры, упомянутые в данных источниках, происходят из нормальных популяций, и не отличаются от типовых формами и размерами.

Наиболее детально развитие почек в чашечке кораллита *Bothrophyllum conicum* из Медведкинского карьера близ г. Воскресенск было изучено С.В. Рожновым (1974, 2013). Он связал образование таких почек с двумя разными типами регенерации (морфаллаксисом и эпиморфозом). При морфаллаксисе происходит полная перестройка одного или нескольких фрагментов погибшего материнского организма, а при эпиморфозе сильно поврежденный организм восстанавливает недостающую часть на основе организующей роли оставшейся части. Им же рассмотрено и явление омоложения, которое он связал с компенсаторной регенерацией. Его работа была основана на ограниченном материале и с применением только традиционных методов изготовления шлифов, серийных пришлифовок со снятием ацетатных пленок и зарисовок.

Появившийся в нашем распоряжении обильный новый материал уникальной сохранности был изучен путем сканирующей микротомографии, что позволило выявить новые важные особенности формирования почек при регенерации и возникновении на этой основе в некоторых случаях настоящих колоний. Обсуждению полученных новых данных посвящена данная статья.

Изучена коллекция ПИН РАН, № 5598, представленная многочисленными экземплярами *Bothrophyllum conicum*, собранных с небольших коренных выходов нижней подсвиты коробчеевской свиты (московский ярус, средний карбон) в бывшем Ямском карьере А.А. Эрлангером, С.В. Гришиным, С.В. Рожновым и Г.В. Миранцевым. Ямской карьер или Старый Ям (рис. 1) – это некогда большой карьер, расположенный на обоих берегах реки Пахра, в настоящее время является рекультивированным. Бывшие обнажения сильно заросли деревьями, а через сам карьер построен мост. Некоторые обнажения доступны до сих пор в непосредственной близости от карьера, откуда и происходит большая часть исследуемых экземпляров.

Коренные выходы вмещающих пород представлены маломощной толщей органогенных известняков. В разрезе Домодедовского карьера уровню соответствуют слои 7 и 8, которые в разрезе (рис. 2) представлены светлыми мергелями и известняками соответственно (Махлина, Алексеев, 2001). Большая часть собранных ругоз происходит из особых наиболее рыхлых частей этого слоя, представлявших собой, видимо, небольшие углубления, быстро заполняемые сносимым детритом и более полными остатками карбонатных скелетов из окружающих их биогермов.

Имеющиеся в коллекции экземпляры отличаются нехарактерным типом сохранности для большинства подмосковных местонахождений. Материал представлен небольшими, преимущественно молодыми кораллитами, а также взрослыми, карликовыми формами, с незаполненными пустотами между скелетными элементами, в то время как наиболее рас-



Рис. 1. Схема местонахождения Старый Ям (рекультивированный Ямской карьер, р. Пахра, Подмосковье).

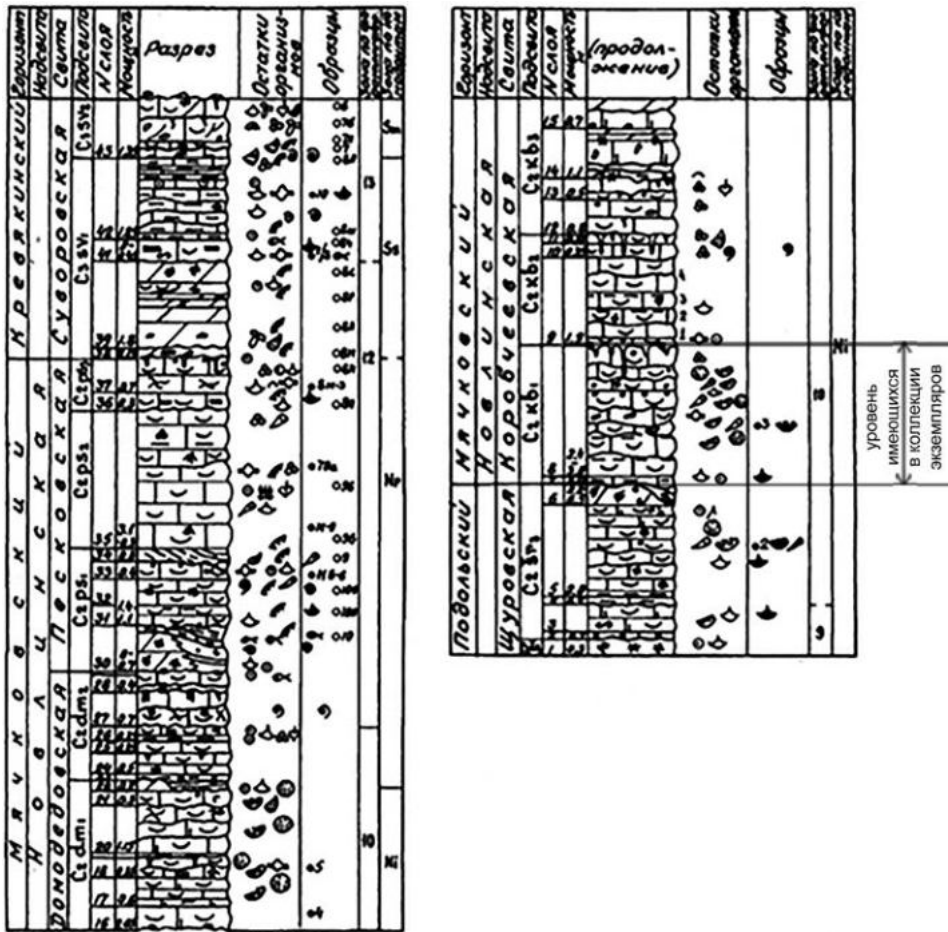


Рис. 2. Стратиграфическое положение имеющегося материала, показанное на разрезе карьера Домодедово (Махлина, Алексеев, 2001).

пространенный тип сохранности – это та или иная степень окремненности кораллитов (Воробьевский карьер, Гжель, Касимовский карьер), либо пиритизированность (с. Боровичи).

МЕТОДИКА

Хорошая сохранность большинства кораллов и сохранившиеся полости между скелетными элементами позволили их успешное изучение в сканирующем рентгеновском томографе. Томография проводилась в лаборатории ПИН РАН на лабораторном микротомографе Skyscan 1172. Предварительно они фотографировались камерой Nikon D800 с объективом 60 мм. Выполнялась серия от 10 до 30 фотографий с изменением резкости на одном объекте. Полученные серии фотографий были скомпонованы в программе Helicon Focus 6.2.2 и преобразованы в рабочий формат изображений.

Затем образцы закреплялись на столике при помощи специальной подушки, в частных случаях – пластилина. После закрепления, экземпляр помещался в сканирующую часть томографа и выравнивался по центру области сканирования. Изготовленные в ходе работы результаты сканирования обрабатывались в следующих программах: NRecon для получения виртуальных поперечных срезов, DataViewer для продольных срезов, 3DCreator – для получения 3D моделей, благодаря чему были получены многочисленные продольные и поперечные срезы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. СПРОСШИЕСЯ КОРАЛЛИТЫ

Формирование сростков у *V. conicum* встречается довольно часто. Большое количество томографических срезов позволило на примере нескольких экземпляров проследить все этапы слияния эпитекальных поверхностей двух различных кораллитов.

Экз. № 5598/12 (рис. 3) представляет собой сросток двух индивидуальных кораллитов. На первом томографическом срезе (рис. 3, *a*), проходящем на расстоянии 2 мм от начала кораллита, отмечается, что образованный ранее кораллит большего размера обладает утолщенной стенкой на периферической оси, не задействованной в сростке. В месте слияния двух кораллитов его эпитека становится тоньше. Вероятно, это может быть связано с повреждением из-за внедрения утолщенной эпитеки соседнего кораллита меньшего размера в его внутреннюю полость. Скелетные элементы крупного кораллита в зоне повреждения нарушены сильнее, чем скелетные элементы небольшого коралла. Поэтому последний в сростке является доминирующим. Соседний кораллит большего размера реагирует на это доминирование нарушением развития скелетных элементов у места слияния, связанным, видимо, с повреждением и разрастанием внешней стенки.

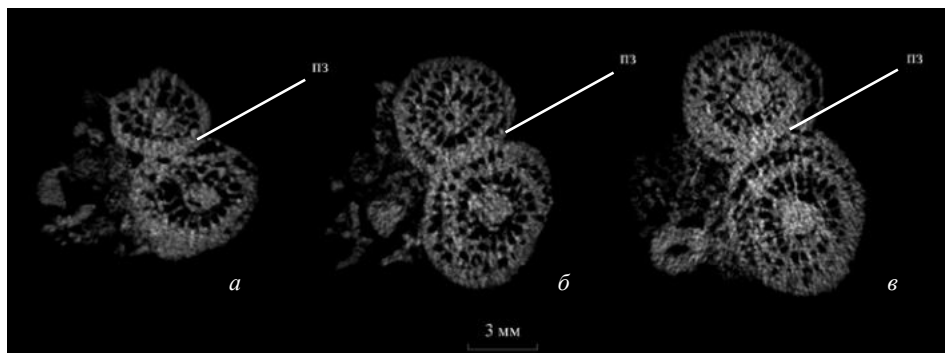


Рис. 3. Поперечные срезы полученные в результате рентгеновского томографического сканирования сростка двух кораллитов экз. № 5598/12 *V. conicum* (а–в); пз – поврежденная зона кораллитов.

На втором срезе (в 1,5 мм от предыдущего, рис. 3,б) наблюдается состояние, близкое к равновесному влиянию, в системе взаимодействия двух сросшихся кораллитов. Место слияния характеризуется весьма толстой, практически слитой эпитекальной поверхностью обоих кораллитов, в формировании которой принимают участие диссепиментарий и септы обеих форм. Внутренняя стенка меньшего кораллита остается практически неизменной, в месте слияния она расположена рядом с внешней стенкой, которая усиленно разрастается. Внутренняя стенка небольшого кораллита в месте слияния двух форм стала частью разросшейся обобщенной эпитеки, но, тем не менее, видоизменение иных скелетных элементов не происходит.

Абсолютного доминирования в сростке (рис. 3,в) кораллит большего размера начал достигать уже через несколько стадий роста. Отсутствия нарушения септального строения около места слияния подтверждает доминирующую позицию кораллита. Второй кораллит продолжает свое развитие, претерпевая нарушения скелета.

2. ОБРАЗОВАНИЕ ПОЧЕК В ЧАШЕЧКЕ

Почкование у *V. conicum* встречено на нескольких экземплярах. В одном из таких случаев (рис. 4) наблюдается наличие нескольких почек в чашке материнского кораллита, образованных при непосредственном участии скелетных элементов (в основном септального аппарата) материнского организма.

Развитие каждой почки начинается со слабо дифференцированного скелета, в котором септы и диссепименты расположены беспорядочно. Наличие или отсутствие следов роста материнского кораллита может быть свидетельством его гибели к моменту зарождения почки, или же, в противном случае, бесполого размножения. Более или менее дифференцированная стенка почки появлялась достаточно поздно, захватывая частично материнские септы, которые впоследствии надстраиваются как свои собственные.

Экземпляр № 5598/6 *V. conicum*, представленный на рис. 4 и рис. 5, имеет четыре почки, образование которых начинается с повреждения одного из сегментов материнского кораллита. Поврежденная часть обособляется от материнского кораллита внутренней стенкой последнего и начинает развиваться как зачаток первой почки. Сформированная структура схожа с омоложением, характерным для ругоз, поскольку диаметр новообразованного материнского кораллита уменьшается, однако обособленная новой стенкой зона продолжает свое развитие. Сложная зона, образованная в результате отделения от материнского кораллита, представлена хаотично расположенными септами, одна из которых становится предшественником для обособляющихся в почке главной и противоположной септ, и соответствует плоскости ее двусторонней симметрии. Новообразованная почка продолжает свое развитие обособленно от материнского кораллита, и плоскости сим-

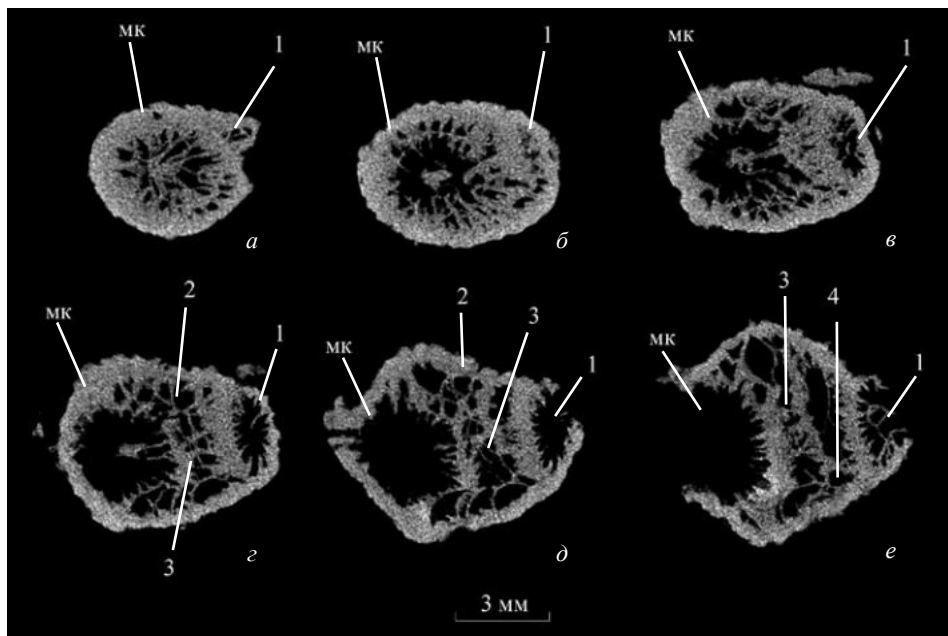


Рис. 4. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования экз. № 5598/6 *V. conicum* (а–е); МК – материнский кораллит, сз – сложная зона с хаотично расположенными скелетными элементами, зп – зачаток почки, 1, 2, 3, 4 – номера почек в порядке их появления.

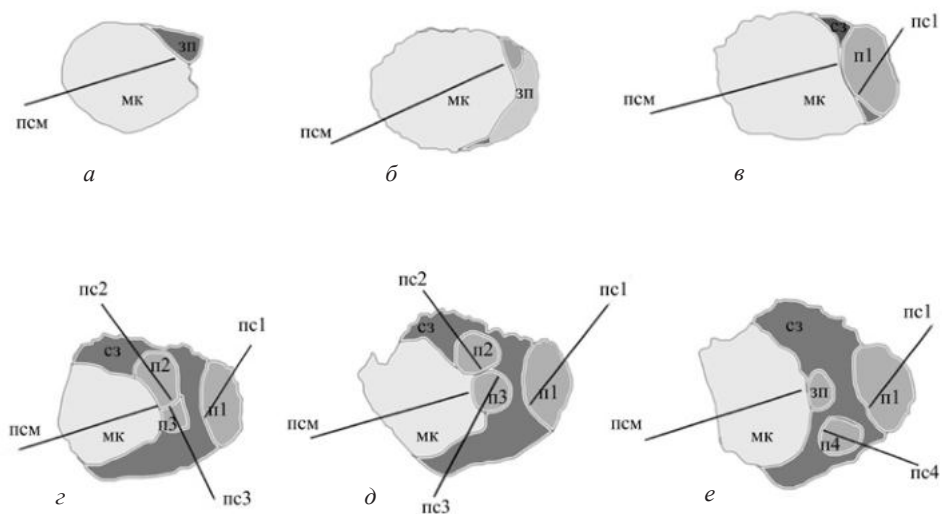


Рис. 5. Схематичное изображение почкообразования у экз. № 5598/6 *V. conicum* (а–е); МК – материнский кораллит, зп – зачаток почки, сз – сложная зона с хаотично расположенными скелетными элементами, п1, п2, п3, п4 – почки в порядке их появления. Обозначены следующие плоскости: плоскость двусторонней симметрии материнского кораллита (псм), почки в порядке их появления (пс1, пс2, пс3, пс4).

метрии обоих кораллитов не совпадают. Отделенный стенкой материнский кораллит развитие не продолжает, вследствие чего срезы, проходящие через чашку, становятся беднее скелетными элементами, но, тем не менее, продолжает развитие, видимо, в качестве соединительной ткани и строительного ресурса для возникновения новых почек. Скелетные элементы в сложной зоне, оставшейся от материнского кораллита, развиваются в хаотичном расположении и являются основой для образования последующих почек.

На одной из стадии роста кораллитов возникают две новые почки, расположенные рядом, плоскости симметрии которых совпадают. Каждая почка обладает собственной стенкой, септами и столбиком. Плоскости симметрии обеих почек на данном этапе соответствуют направлению некоторых новообразованных септ в сложной зоне и практически перпендикулярны плоскости симметрии материнского кораллита.

По мере роста последние образованные почки начинают постепенно удаляться друг от друга, в то время как первая почка заканчивает процесс роста, поскольку новые скелетные элементы не появляются. Сложная зона скелетных элементов между кораллитами начинает упорядочиваться в своей нижней части, образуя зачаток четвертой почки, а две соседние почки начинают снова сближаться, постепенно прекращая свое развитие до тех пор, пока скелетные элементы обеих почек не сливаются, образуя очередной зачаток почки, занимающий срединное положение среди всех имеющихся почек. Параллельно с этим, из упорядоченных скелетных элементов формируется четвертая почка вдоль внешней стенки кораллита.

В данном случае ни одна из почек не может считаться половозрелой, поскольку гибель новообразованных кораллитов наступает значительно раньше стадии взрослого организма, что подтверждается малым количеством образованных в почках септ, непродолжительностью роста и небольшими размерами.

Таким образом, в этом образце мы наблюдаем гибель материнского организма, возникновение из остатков его тканей новых почек, их развитие, слияние и подавление друг друга, и, в конечном счете, их полную гибель.

Не менее интересный экз. № 5598/13 В. *copicum*, показанный на рис. 6, на протяжении нескольких стадий образует сложные выросты эпитеки и формирует почки, стараясь при этом продолжить развитие материнского кораллита, отделенного эпитекой от сложной зоны скелетных элементов. Сначала материнский кораллит, отделяясь стенкой, формирует множественные эпитекальные выросты и зачаток первой почки, дублирующей отделенный материнский кораллит. Далее образованная почка сливается с новообразованными скелетными элементами и эпитекальной тканью, и ее скелет сходит в состав новой сложнообразованной зоны, сливаясь с ним, пока снова не обособляется другая почка, уже новая, в краевой части разросшегося кораллита. В конце концов новая почка начинает смещение к

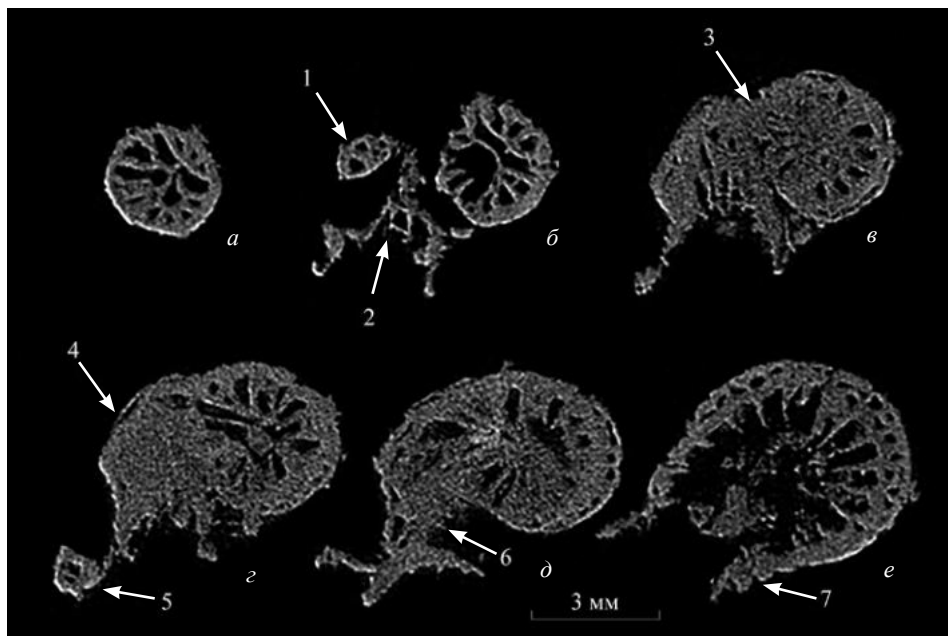


Рис. 6. Поперечные срезы, полученные в результате рентгеновского томографического сканирования экз. № 5598/16/13 *V. conicum* (a–e); 1 – основание первой почки, 2 – хаотично расположенные скелетные элементы и эпитекальные выросты, 3 – эпитека почки, 4 – сложная ткань, образованная эпитекой, септами и диссепиментами, 5 – почка, 6 – разрастающаяся почка, 7 – эпитека почки и материнского кораллита.

отделенному стенкой материнскому кораллиту, который к тому моменту уже погибает, судя по всему, вместе с отдаленной стенкой скелетной зоной, в результате чего погибает и последняя образованная почка, так и не сформировавшая настоящий скелет.

3. КОЛОНИАЛЬНЫЕ ФОРМЫ

Иногда почки в чашечке материнского кораллита достигают размера, вполне сопоставимого с размером материнского кораллита. Можно предположить, что они достигли половой зрелости и способны к размножению. Поэтому их можно назвать настоящими колониальными организмами.

На последних стадиях роста материнского кораллита с множественным почкованием количество септ кораллита соответствует взрослым стадиям экземпляров того же вида, описанным в литературе (Добролюбова, 1937; Добролюбова, Кабакович, 1948). Таким образом, материнский кораллит, несмотря на небольшие размеры, является взрослым, карликовым представителем рода. Новообразованные почки, в частности на экз. 5598/6, в процессе роста также достигают стадий с большим количеством септ, что свидетельствует о достижении взрослых стадий. Взрослая стадия раз-

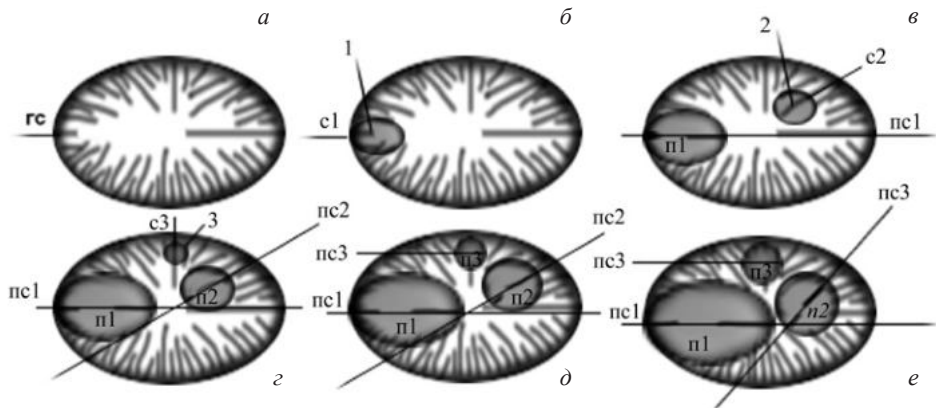


Рис. 7. Последовательное формирование разных типов почек (а–е); 1, 2, 3 – зачатки почек; п1, п2, п3 – почки; с1, с2, с3 – септы материнского кораллита, взятые за основания формирования почек; пс1, пс2, пс3 – плоскости симметрии почек; гс – главная септа материнского кораллита.

вития новообразованных кораллитов может означать их возможность полового размножения путем образования плавающей личинки планулы, что характерно для колониальных кораллов.

Изученный материал показывает, что формирование почек *Bothrophyllum conicum* может происходить тремя путями (рис. 7). Зачаток первой почки возникает на главной септе материнского кораллита (рис. 7,б). Появляющаяся главная септа у новообразованной почки соответствует положению главной септы материнского кораллита, и плоскости симметрии обоих кораллитов совпадают (рис. 7,в-г), с возможным отклонением оси симметрии почки в процессе роста (рис. 7,е-д).

В случае, если зачаток почки появляется в другом сегменте кораллита (рис. 7,в), ее основанием становится одна из наиболее выраженных септ, и плоскость симметрии новообразованной почки будет соответствовать направлению этой септы (рис. 7,г-е), с возможным отклонением по мере роста почки.

Третий путь формирования почки не был встречен среди имеющихся экземпляров в коллекции, но был детально описан в работе С.В. Рожнова (2013) и показан на рис. 7 на третьей почке. В данном случае, несмотря на наличие нескольких септ материнского кораллита в основании развивающейся почки, сложнообразованная зона слабо дифференцированных скелетных элементов зачатка могла развиваться продолжительное время, в результате чего новообразованные главная и противоположные септы возникают прямо перпендикулярно надстроенным материнским септам.

Множественное почкование материнского кораллита является прямым свидетельством процесса возникновения колониальности, однако вопрос,

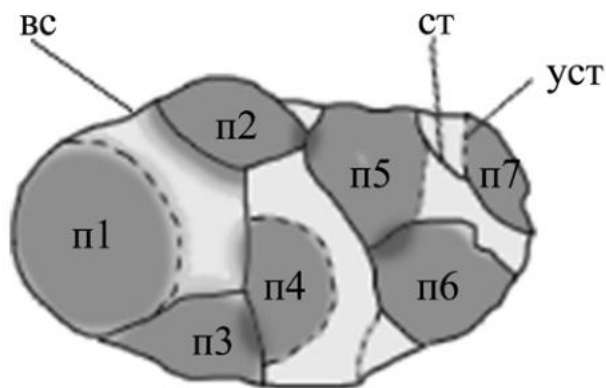


Рис. 8. Колониальный экз. № 5598/6 *V. conicum*; п1, п2, п3, п4, п5, п6, п7 – почки, вс – внешняя стенка, ст – стенка между кораллитами, уст – условная стенка (слабо выражена), образованная почкой.

возможно ли считать данный коралл по-настоящему колониальным, остается открытым. Прямых свидетельств того, что новообразованный коралл с почками может размножаться половым путем нет, поскольку большая часть почек погибает вместе с материнским кораллитом на ювенильной стадии, при которой половое размножение маловероятно.

Тем не менее, подсчет септ показал, что некоторые из почек по характеру развития скелетных элементов достигают действительно взрослых стадий (рис. 8). Это подразумевает возможность полового размножения даже с учетом небольших размеров.

Наступление половозрелости у современных кораллов зачастую зависит не от возраста отдельного кораллита, а от размеров колонии (Сорокин, 1990). В нашем материале размеры почкующихся экземпляров *V. conicum*, которые можно считать колониальными по взрослым чертам строения почек, небольшие по сравнению с типичными размерами одиночных представителей, характерных для этого вида в других местонахождениях. Поэтому появление настоящей колониальности у изученного вида остается под вопросом.

Множественное почкование в данном случае стало основой возникновения настоящего колониального *V. conicum*, в котором остаточная часть материнского кораллита продолжала рост в роли ценосарка между почками-кораллитами, которые по своей морфологии могли быть половозрелыми и способными размножаться половым путем.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ КОРАЛЛОВ В КОРОБЧЕЕВСКОЕ ВРЕМЯ НА УЧАСТКЕ ИЗУЧЕННОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Материал, рассматриваемый в данной статье, представлен многочисленными экземплярами *Bothrophyllum conicum* небольших размеров. Боль-

шая часть образцов является ювенильными формами, в то время как взрослые экземпляры были диагностированы как карликовые представители своего вида на основании крайне малых размеров скелетов на стадиях, характерных для представителей того же вида, проживающих в нормальных условиях и достигающих размеров в 5-7 см. При этом из 200 экземпляров более четверти несут на себе различные зачатки почек или полноценные почки, одиночные и множественные.

Неспособность кораллитов достигать больших размеров и существовать продолжительное время может быть связана с неблагоприятными условиями обитания, способствующих возникновению аберраций. Кроме ругоз, аберрации из этого местонахождения известны у криноидеи *Pegocrinus* sp., встреченной в той же части разреза (Рожнов, Миранцев, 2013). В то же время систематических отклонений у других групп беспозвоночных животных в том же разрезе установлено не было.

Имеющиеся сведения о биоте коробчьевого морского бассейна позволяют определить особую модель неблагоприятного для расселения грунта. Например, крупные колонии кораллов в поперечнике до 1 м нередко находятся перевернутыми (Иванова, 1958), что указывает на существование в то время чрезвычайно сильных штормов, вызывавших быстрые течения и волнения. Близкие по типу чистые известняки нижней части вышележащей домодедовской свиты в разрезе Пески (южнее г. Воскресенска) интерпретируются как мелководно-сублиторальные и отмельные фации обстановок высокой гидродинамической активности (Кабанов и др., 2006).

Наиболее вероятно, субстрат, на котором селились изучаемые экземпляры, был крупнозернистым известково-песчаным. Сцементированность грунта была слабой, в результате чего молодые кораллы сносились в понижение рельефа и быстро засыпались грунтом при периодически возникавших здесь сильных штормах. Захоронения этих кораллов были хорошо изолированы от вмещающих пород.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Детальное изучение особенностей регенерации ругоз рода *Bothrophyllum* позволяет сделать вывод о том, они имеют много общего с бесполом размножением, приводящему к формированию колоний. При морфаллаксии материнский кораллит, не продолжая свое развитие как самостоятельный кораллит, становится базисом для формирования скелетных элементов новообразованных почек, что прослеживается при сравнении плоскости симметрии новообразований и септ материнского кораллита. Другими словами, материнские септы, формирующие рельеф основания формирующейся почки, определяют и организуют аранжировку септ в дальнейшем развитии почки. Множественное почкование, нередко встречающееся у изученных экземпляров, является, видимо, своеобразной переходной формой от одиночных особей к колониальным. Тем не менее их следует называть псевдоколо-

ниальными, когда почки в них не достигают половозрелой стадии. Образованные псевдоколонии развиваются аналогично колониальным видам, формируя общую соединительную ткань со скелетными элементами, которой в данном случае выступает остаточная часть материнского кораллита, не преобразованная в почку, сходная этим с ценосарком у колониальных ругоз.

Подсчет септ в почках *Bothrophyllum conicum* показал, что некоторые из почек по характеру развития скелетных элементов достигают действительно взрослых стадий и поэтому могли быть половозрелыми даже с учетом небольших размеров.

Множественное почкование материнского кораллита является прямым свидетельством возможности процесса возникновения колониальности у изученного вида на основе регенерационных процессов. Однако в большинстве случаев этот процесс приводил лишь к формированию псевдоколоний организмов, не способных размножаться, поскольку большая часть почек погибает вместе с материнским кораллитом на ювенильной стадии. Тем не менее, в некоторых случаях множественное почкование стало основой возникновения настоящего колониального *Bothrophyllum conicum*, в котором между кораллитами присутствует соединительная ткань с множественными скелетными элементами (остаточная часть материнского кораллита, продолжающая рост исключительно в роли ценосарка), а кораллиты могут размножаться не только бесполом, но и половым путем.

* * *

Авторы благодарят д.г.-м.н. А.С. Алексеева (МГУ, ПИН РАН) за ценные консультации по среднему карбону. За оказанную помощь в работе с рентгеновским микротомографом авторы выражают благодарность к.б.н. А.В. Пахневичу (ПИН РАН). За помощь в изготовлении фотографий и фототаблиц авторы благодарят С.В. Багирова (ПИН РАН). За предоставленный материал авторы выражают благодарность А.А. Эрлангеру, С.В. Гришину и Г.В. Миранцеву.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 18-04-01046А и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Добролюбова Т.А.* 1948. Изменчивость кораллов *Rugosa* филогенетического ряда *Dibunophyllum okensis* Stuck. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР (сер. биол.). Т. 2. С. 149–168.
- Добролюбова Т.А.* 1940. Кораллы *Rugosa* верхнего карбона Подмосковского бассейна. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 1–88 (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 9. Вып. 3).
- Добролюбова Т.А.* 1937. Одиночные кораллы мячковского и подольского горизонтов среднего карбона Подмосковского бассейна. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 5–92 (Тр. Палеозоол. ин-та. Т. 6. Вып. 3).
- Добролюбова Т.А., Кабакович Н.В.* 1948. Некоторые представители *Rugosa* среднего и верхнего карбона подмосковского бассейна. С. 1–38 (Тр. ПИН. Т. 14. Вып. 2).
- Друщиц В.В.* 1974. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во Московского университета. 528 с.
- Иванова Е.А.* 1958. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования // Тр. ПИН АН СССР. Т. 69. 303 с.
- Ивановский А.Б.* 1987. Указатель родов ругоз. М.: Наука. 254 с.
- Кабанов П.Б., Алексеев А.С., Баранова* и др. 2006. Изменения ориктоценозов в одной эвстатической циклотеме: домодедовская свита песковских разрезов (карбон, московский ярус). М.: ПИН РАН. С. 3–19.
- Коссовая О.Л.* 2001. Кораллы *Rugosa* // Средний карбон Московской синеклизы. Т. 2. М. С. 152–171.
- Рожнов С.В.* 2013. Двусторонняя симметрия в онтогенезе и при регенерации у ругоз (*Cnidaria*, Палеозой). М.: ПИН РАН. С. 125–144.
- Рожнов С.В.* 1974. Соматический эмбриогенез у *Bothrophyllum conicum* (*Rugosa*) // Палеонтол. журн. № 3. С. 16–22.
- Рожнов С.В., Миранцев Г.В.* 2013. Аберрантные формы каменноугольных морских лилий Московского бассейна // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН. С. 241–262.
- Сорокин Ю.И.* 1990. Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука. 503 с.
- Сошкина Е.Д., Добролюбова Т.А.* 1962. Основы палеонтологии. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 236–305.
- Штуценберг А.А.* 1888. Кораллы и мшанки верхнего яруса среднерусского каменноугольного известняка. С. 11–13 (Тр. Геол. ком. Т. 4).
- Trautschold H.* 1879. Die Kalkbruche von Mjatschkowa. Eine Monographie des oberen Bergkalks // Mem. soc. imp. natur. Moscou. Т. 14. P. 1–82.
- Baars C., Pour M.G., Atwood R.C.* 2013. The earliest rugose coral. V. 150. Iss 2. P. 371–380.
- Eichwald E.* 1861. Lethaea rossica ou paleontologie Russie. Periode moyenne. Stuttgart. P. 278–313.
- Fedorowski J., Gorjanov V.B.* 1973. Redescription of tetracorals described by E. Eichwald in

- „Paleontology of Russia” // Acta Palaeontol. Pol. V. 18. P. 3–70.
- Fedorowski J. 2016. On the genus *Bothrophyllum* Trautschold, 1879 (Anthozoa, Rugosa) // Acta Palaeontol. Pol. V. 66. P. 1–41.
- Fischer von Waldheim G. 1837. Oryctographie du Gouvernement de Moscou // Mem. soc. imp. natur. Moscou. 202 p.
- Rozhnov S.V. 2009. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine // Paleontol. j. V. 43. № 11. P. 1364–1377.

**Mass regenerational buds appearance in solitary coral
Bothrophyllum conicum Trd (Rugosa)
in Carboniferous of Moscow Basin**

E.S. Kazantseva and S.V. Rozhnov

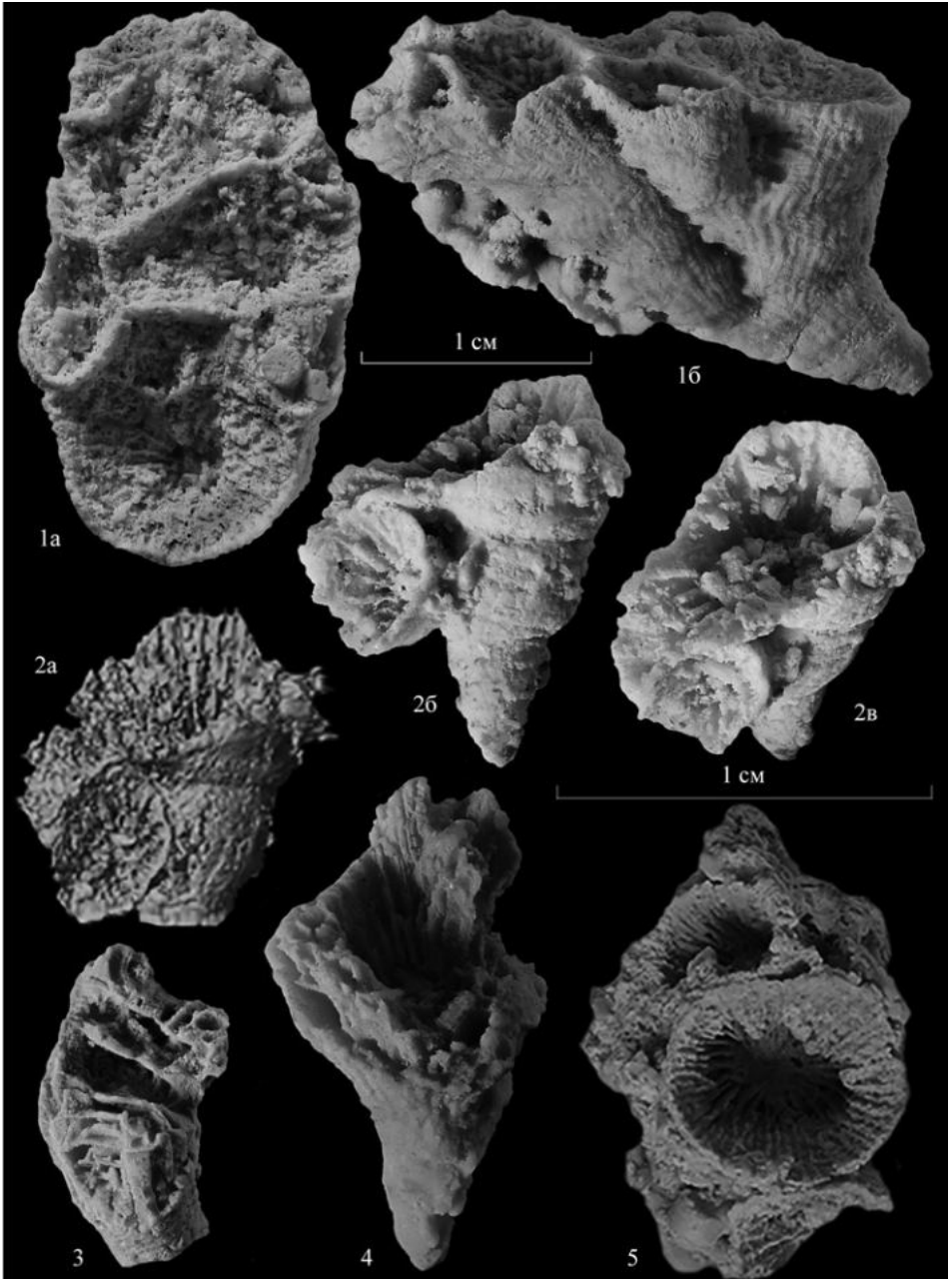
Bothrophyllum conicum is one of a few Rugosa species where is observed the multiple budding that happened as a result of special living conditions. About a third part of specimens, collected from the Old Yam quarry contain at least one bud on a maternal corallite. The specification of buds formation point at the regeneration of a morphallaxis type, although all the three known types of regeneration are common for *Bothrophyllum conicum*. Epimorphosis is characterized by the rebuilt of a damaged zone, which is usually common for the healing process. Compensatory regeneration is expressed in the restoration of the diameter of corallites and the typical arrangement of septa after reduction of diameter and “rejuvenation” of the arrangement of septa. Morphallaxis is the most morphogenetically complex process, in which the development of one or several buds on the maternal corallite from the residues of tissues of a damaged corallite is possible. The reorganization of the damaged tissue during morphallaxis is similar to asexual reproduction in the arrangement of newly formed septa, which are positioned like buds relative to the skeletal elements of the maternal corallite. If the maternal corallite dies, forming multiple buds, the space between the buds continues to develop and grow, forming a kind of connective tissue around the bud corallites, with a large number of skeletal elements. Probably, this tissue of the maternal organism between the buds is a source of material for the newly formed buds, similar to the coenosarc in colonial corals. The location of the plane of symmetry passing through the main and opposite septum of the buds usually coincides with the direction of the most pronounced septum of the maternal corallite that underlies the bud. Sometimes, with no dominant septa at the base of the buds, the plane of symmetry is perpendicular to the maternal septa.

Key words: corals, Rugosa, Paleozoic, regeneration, morphallaxis, epimorphosis, compensatory regeneration, ontogeny, budding, coloniality

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–5. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/6, колониальный коралл: 1а – вид со стороны чашек, 1б – общий вид; 2 – экз. ПИН, № 5598/22, кораллит с боковым прикреплением почки: 2а – 3D модель, 2б – общий вид, 2в – вид со стороны чашек; 3 – экз. ПИН, № 5598/42, общий вид; 4 – экз. ПИН, № 5598/28, общий вид; 5 – экз. ПИН, № 5598/25; сросток кораллитов; Подмосковье, Ямской карьер; коробчеевская свита, московский ярус, средний карбон.

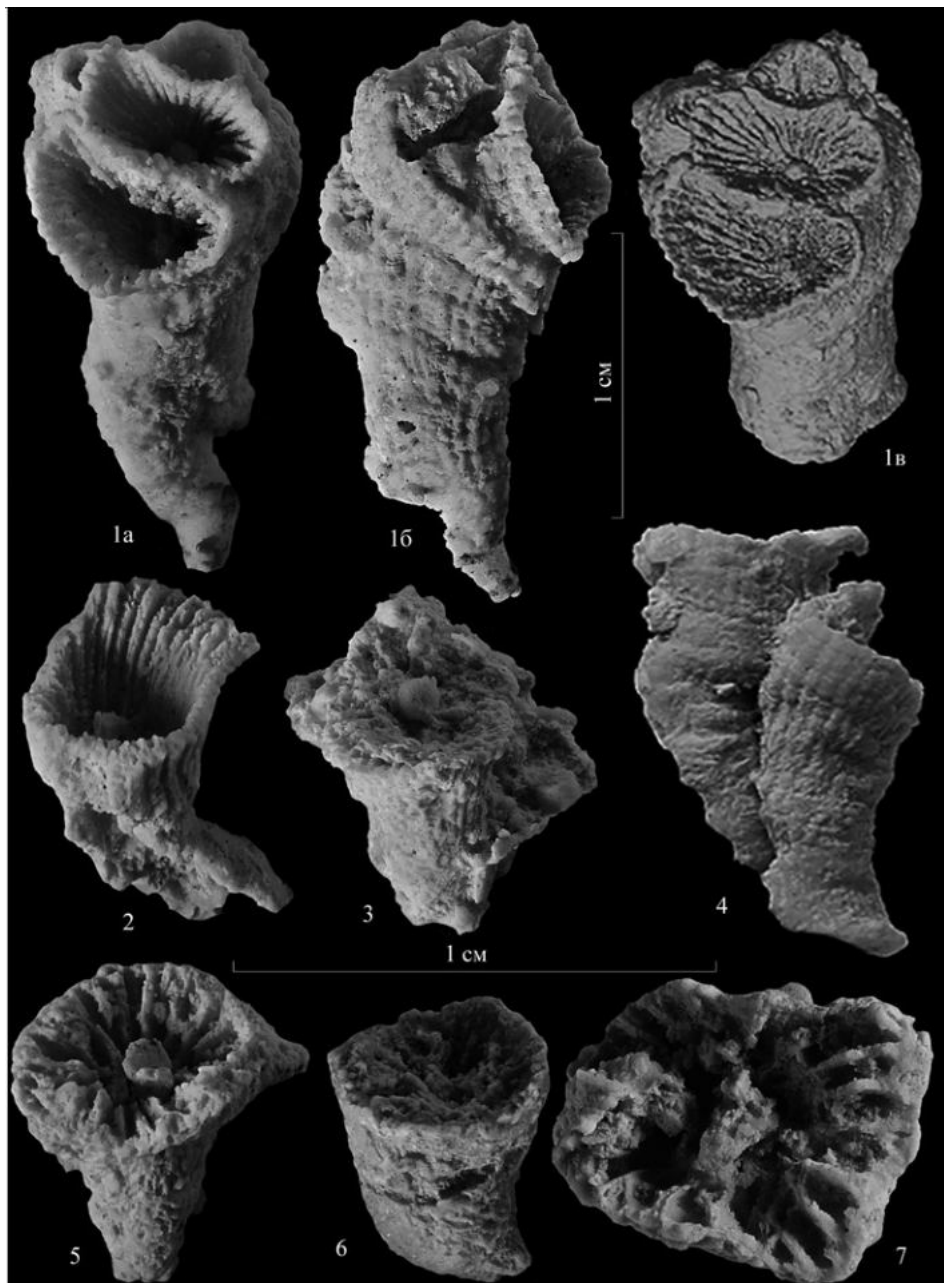
Масштабная линейка 1 см.



Объяснение к таблице II

Фиг. 1–7. *Bothrophyllum conicum* Trautschold, 1879: 1 – экз. ПИН, № 5598/4, кораллит с множественным почкованием: 1а – вид со стороны чашек, 1б – общий вид, 1в – 3D модель; 2 – экз. ПИН, № 5598/23, общий вид; 3 – экз. ПИН, № 5598/21, **общий вид**; 4 – экз. ПИН, экз. № 5598/12, **сросток** двух кораллитов; 5 – экз. ПИН, № 5598/22, общий вид; 6 – экз. ПИН, № 5598/32, общий вид; 7 – экз. ПИН, № 5598/45, общий вид; Подмосковье, Ямской карьер; коробчеевская свита, московский ярус, средний карбон.

Масштабная линейка 1 см.



УДК 564.711

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МШАНОК КЛАССА STENOLAEMATA В ЮРСКИЙ И МЕЛОВОЙ ПЕРИОДЫ

Л.А. Вискова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
l_viskova@mail.ru

Рассмотрены наиболее значимые особенности колониальности юрских и меловых мшанок Stenolaemata – жизненные формы, автозооиды, гетерозооиды и трофическое структурирование колоний (ТСК). Эти и другие особенности, их вариации и всевозможные комбинации составляют основу морфологического разнообразия рассматриваемых мшанок.

Морфологическое разнообразие постпалеозойских мшанок класса Stenolaemata, представленного тремя отрядами – Tubuliporida (палеозой–ныне), Serioporida (триас–ныне) и Melicerititida (средняя юра–палеоцен) наиболее показательным было в юрском и меловом периодах, особенно на этапах средней юры и позднего мела. Оно было обусловлено внешними и внутренними факторами. Из первых следует выделить оптимальные условия их жизни в морских бассейнах во время обширных на этих этапах трансгрессиях (Шевырев, 1978; Найдин и др., 1986). Внутренние факторы связаны с особенностями колониальной организации Stenolaemata (Вискова, 1998). Из них, как наиболее значимые, предлагается рассмотреть следующие.

Жизненные формы. Внешний облик колонии, сложившийся в результате астогенеза, представляет ее жизненную форму (рис. 1–6). С ней связаны эффективность орошения колонии токами воды, несущими пищевые ресурсы, занимаемая площадь субстрата, возможности защиты от обрастания другими организмами, от разрушения и т. п. (Клюге, 1962; McKinney, 1993). После пермско-триасового кризиса первая радиация мшанок, сопровождавшаяся появлением их разнообразных жизненных форм, началась в средней юре (Вискова, 2006а, б, 2009, 2011; Jablonski et al., 1997; Taylor, Ernst, 2008). В течение этой эпохи сложились основные типы роста коло-

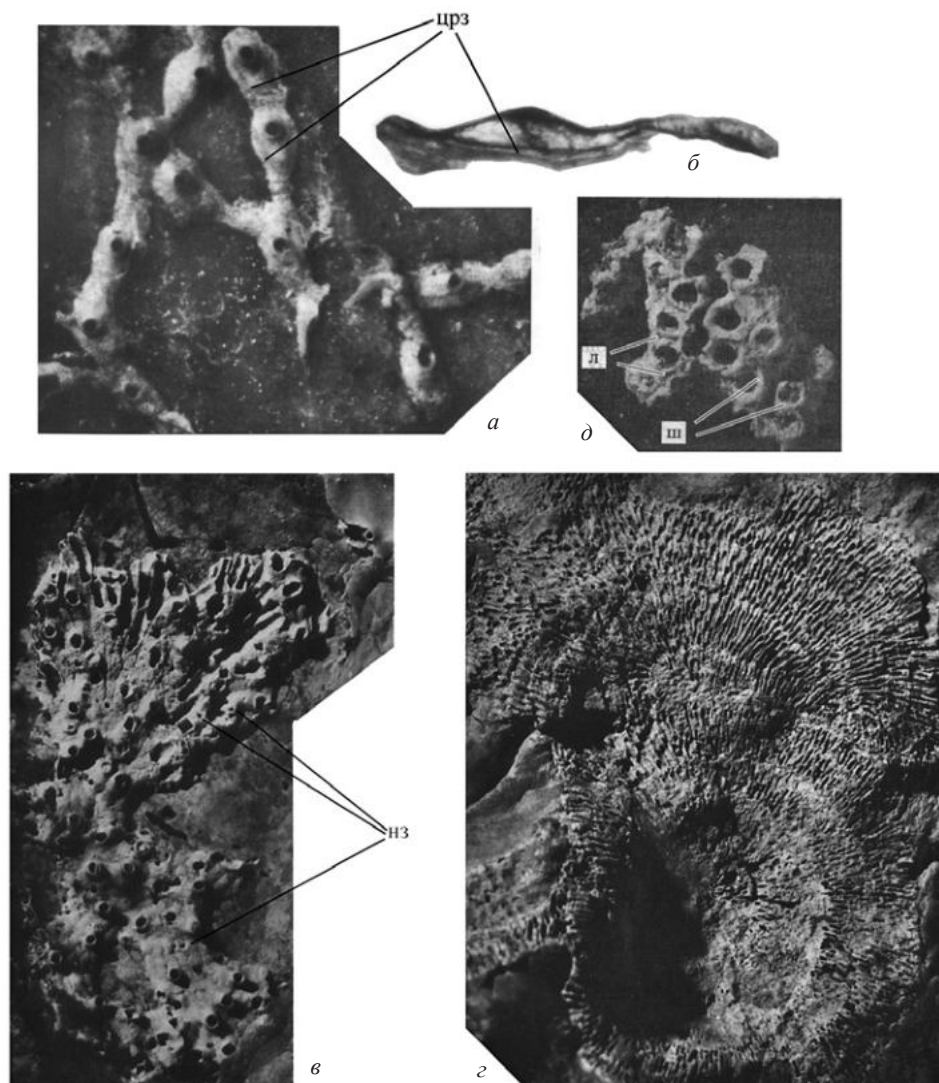


Рис. 1. Особенности морфологии мшанок: а, б – *Stoporatoma gerasimovi* Viskova, 2006; голотип ПИН, № 5038/3; а – фрагмент инкрустирующей унисериальной колонии (x18), видны автозоиды и циркулярные рептозоиды (црз); б – продольное сечение автозоида и циркулярного рептозоида (x40); ТСК – индивидуальное; Московская обл.; средний келловей; в – *Diplosolen pravus* Viskova, 2007; голотип ГГМ-1/Гер-1-4; инкрустирующая мультисериальная колония, видны нанозоиды (нз) вблизи отдельных автозоидов (x12); ТСК – индивидуальное; местонахождение и возраст те же; г, д – *Cellulipora retshitsiensis* Viskova, 2007; голотип ГГМ-1/Гер-1-3; а – фрагмент сложной кубковидной колонии с внутренней стороны, видны слои субколоний (x6), б – участок наружной поверхности колонии (x12), видны апертурсы автозоидов, поверхностные лакуны (л) и шипы (ш); ТСК – индивидуальное; местонахождение и возраст те же.

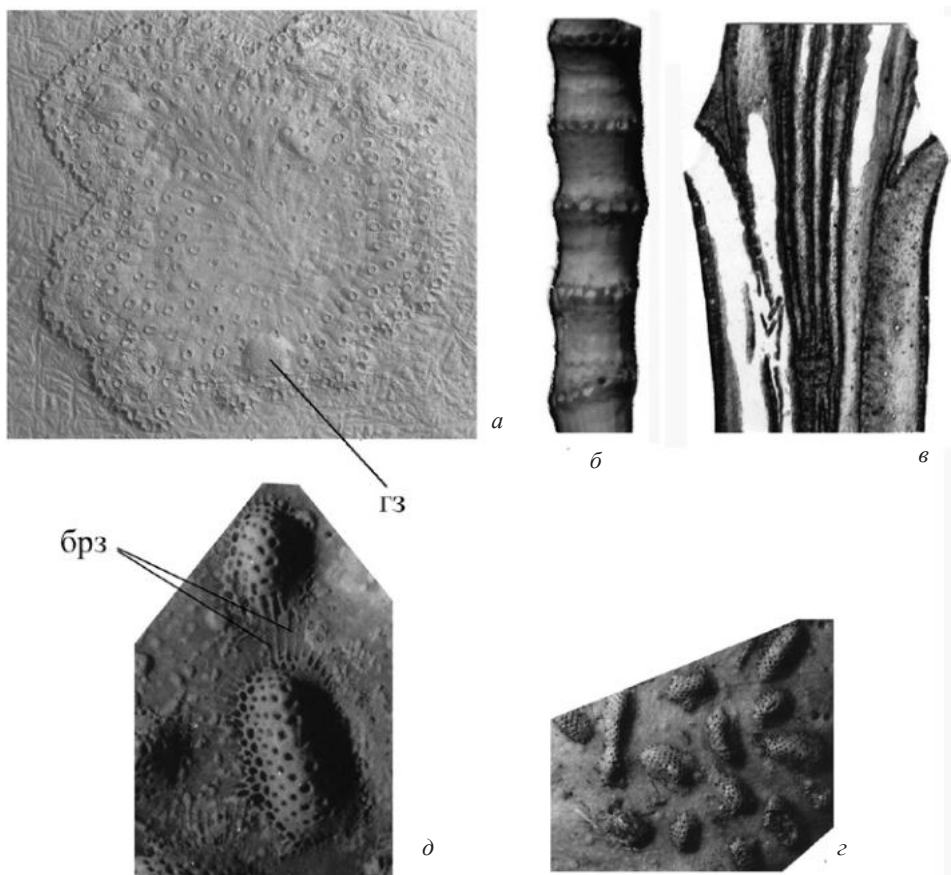


Рис. 2. Особенности морфологии мшанок: *a* – *Microeciella dyatkovensis* Viskova, 2014; голотип ПИН, № 5038/69; неправильно дисковидная инкрустирующая мультисериальная колония (x15), видны автозоонды небольшой эксцентричной зоны астогенетического изменения и зоны астогенетического повторения с гонозооидами (гз); ТСК – индивидуальное; Брянская обл.; средний келловей; *б, в* – *Spiropora verticillata* Goldfuss, 1827; экз. ПИН, № 2922/29; фрагмент прямой ветви с кольцевыми фасциклами: *a* – общий вид (x25), *б* – продольное сечение, видны соединительные поры во внутренних стенках автозооидов и псевдопоры – в наружных (x80); ТСК – групповое; Беларусь, Гродно; нижний кампан; *з, д* – *Reptoclausula conjuncta* Viskova, 2001; голотип ПИН, № 3068/77; *з* – фрагмент сложной инкрустирующей колонии, состоящей из гребневидных субколоний, вид сверху (x5); *д* – две субколонии с линейными фасциклами на боковых сторонах и базальные рептозооиды (брз) (x12); ТСК – групповое; Казахстан, Западный чинк Устюрта; верхний маастрихт.

ний – открытый и закрытый (Марфенин, 1993), широко распространившиеся в мелу. Открытый рост включал все разнообразие инкрустирующих форм с уни-, би-, олиго- и мультисериальными ветвями или лопастями,

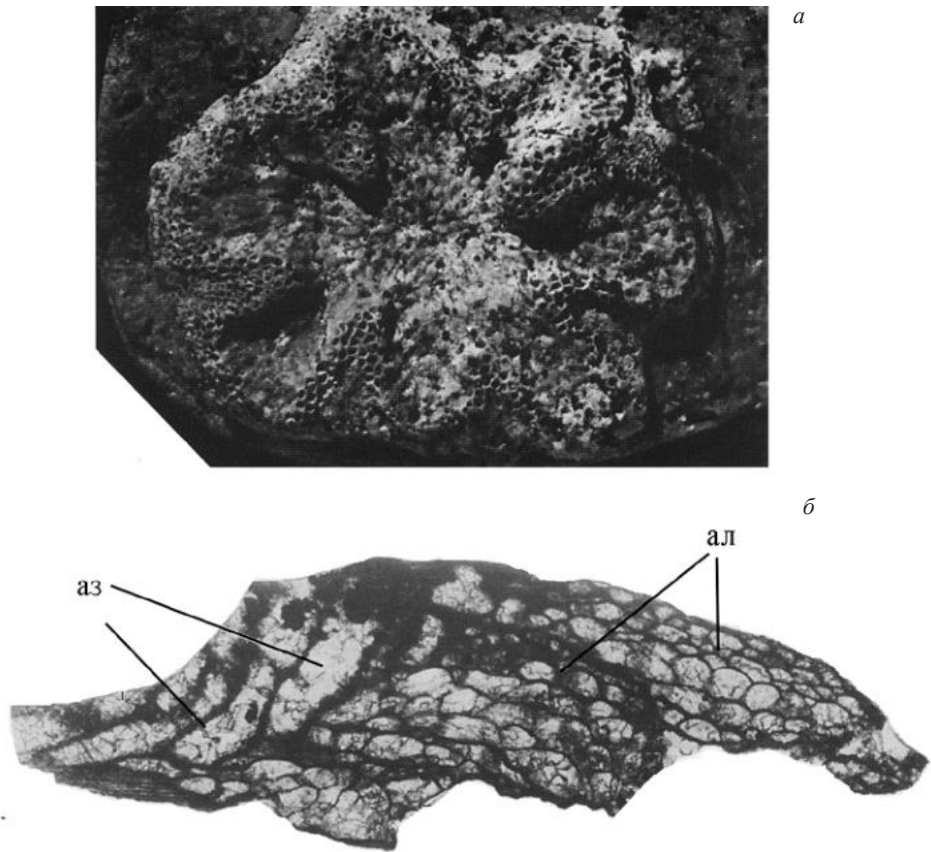


Рис. 3. *Spirodella radiolobata* Viskova, 2008; голотип ПИН, № 5038/40; инкрустирующая неправильно дисковидная мультисериальная колония: *a* – общий вид (x6), *б* – продольное сечение одной из лопастей, видны автозоиды (аз) и многослойные альвеолы (ал) (x20); ТСК –комбинированное: в центральном поле – индивидуальное, в лопастях – групповое; Московская обл.; средний келловей.

одно- двухслойными и многослойными, а также колонии с прямыми вертикально растущими ветвями, билатеральными и цилиндрическими. Последние могли отличаться концентрическим навиванием слоев, либо их навиванием по восходящей или нисходящей спирали. Некоторым мшанкам было свойственно формировать (как в юре, так и в мелу) энантиоморфные ветви, лево- и правозавернутые (Вискова, 2014; Taylor, 1978; Voigt, 1987). К закрытому типу роста принадлежали дисковидные, неправильно дисковидные и кубковидные колонии, основное развитие которых, как и слож-

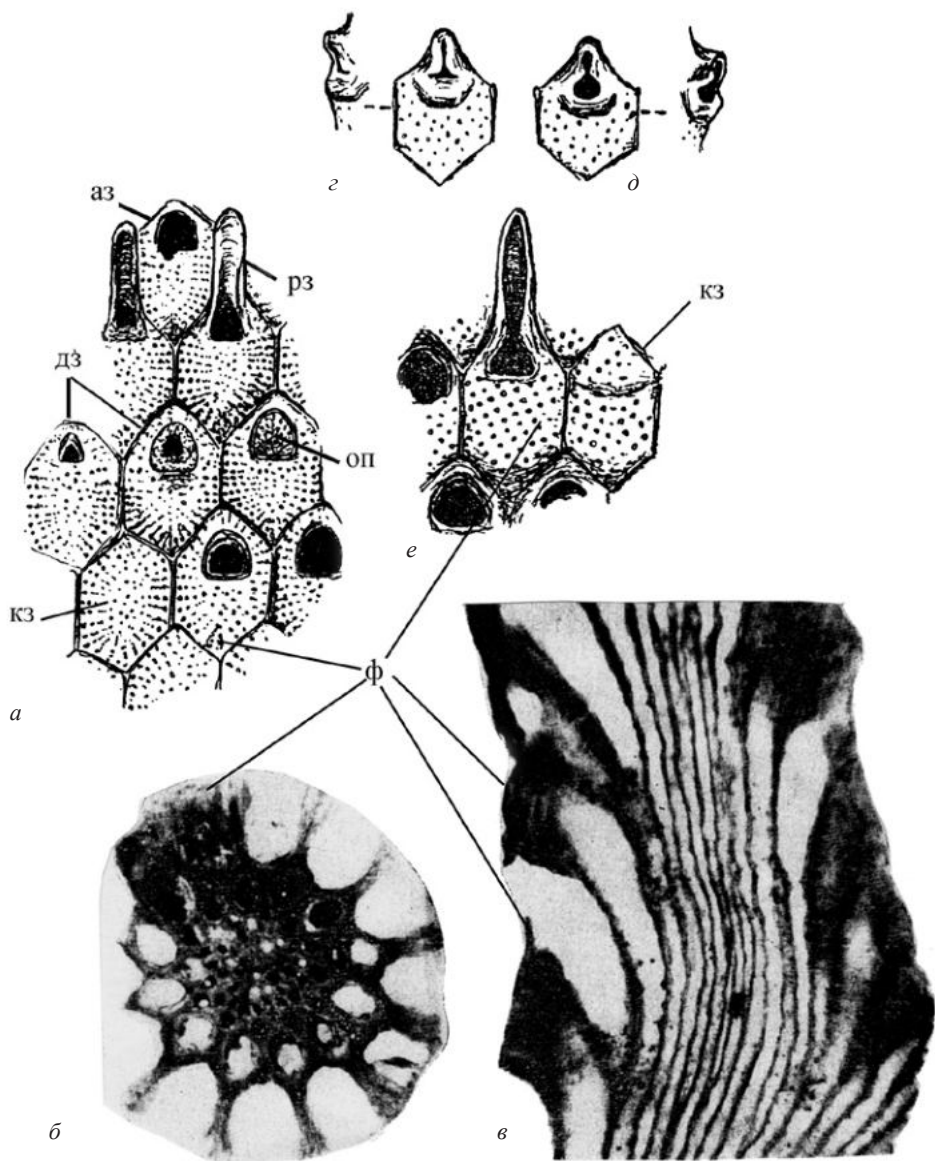


Рис. 4. Полиморфные зоиды мшанок рода *Meliceritites*; *a–в* – *M. radioporatus* Viskova, 1965, голотип ПИН, № 2052/2; *a* – участок поверхности прямой колонии (x45): видны автозоиды (аз), рострозоиды (рз), демизоиды (дз), кенозоиды (кз), фасетки (ф), оперкулум (оп); *б* – поперечное сечение (x40), *в* – продольное сечение (x40); Ульяновская обл., нижний маастрихт; *г, д* – вариации трифолиоизоидов у *M. volskensis* Viskova, 1965, голотип ПИН, № 2052/706 (x35); *г* – вид сбоку и спереди, *д* – спереди и сбоку; Саратовская обл.; нижний маастрихт; *е* – рострозоид и кенозоид у *M. dentiferus* Viskova, 1965, голотип ПИН, № 2052/554 (x40); местонахождение и возраст те же; ТСК всех видов – индивидуальное.

ных колоний, состоявших из субколоний и относившихся к комбинированному росту (Вискова, 2007), происходило в меловую эпоху. В позднем мелу к закрытому росту добавились грибовидные колонии, а к открытому – членистые колонии.

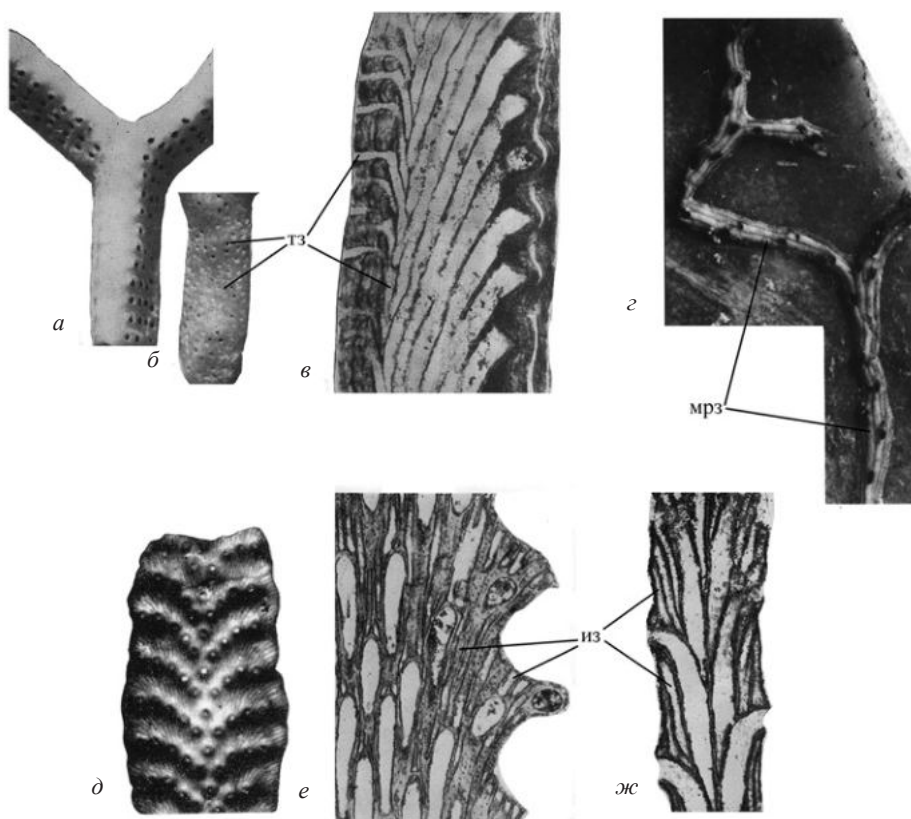


Рис. 5. Особенности морфологии мшанок: *а–в* – *Crisina macropora* (Marsson, 1887); экз. ПИН, № 2052/1751; фрагмент прямой колонии с линейными фасциклями и тергозооидами (гз): *а* – фронтальная сторона (x12), *б* – дорсальная (x12), *в* – продольное сечение (x40); ТСК – групповое; Крым; верхний маастрихт; *г* – *Stomatoporous illiesae* Viskova, 2004; голотип ПИН, № 2052/725; фрагмент инкрустирующей уни-бисериальной колонии с маргинальными рептозооидами (мрз) (x12); ТСК – индивидуальное; Саратовская обл.; нижний маастрихт; *д–ж* – *Siphoniotyphlus marginatus* Viskova, 1972; голотип ПИН, № 2922/3; фрагмент билатеральной прямой колонии с линейными фасциклями автозооидов, между фасциклями – интерзооиды (из): *а* – фронтальная сторона (x12); *б* – тангенциально-продольное сечение (x24), *в* – продольное сечение, перпендикулярное к срединной пластине (x24); ТСК – групповое; Белгородская обл.; коньяк.

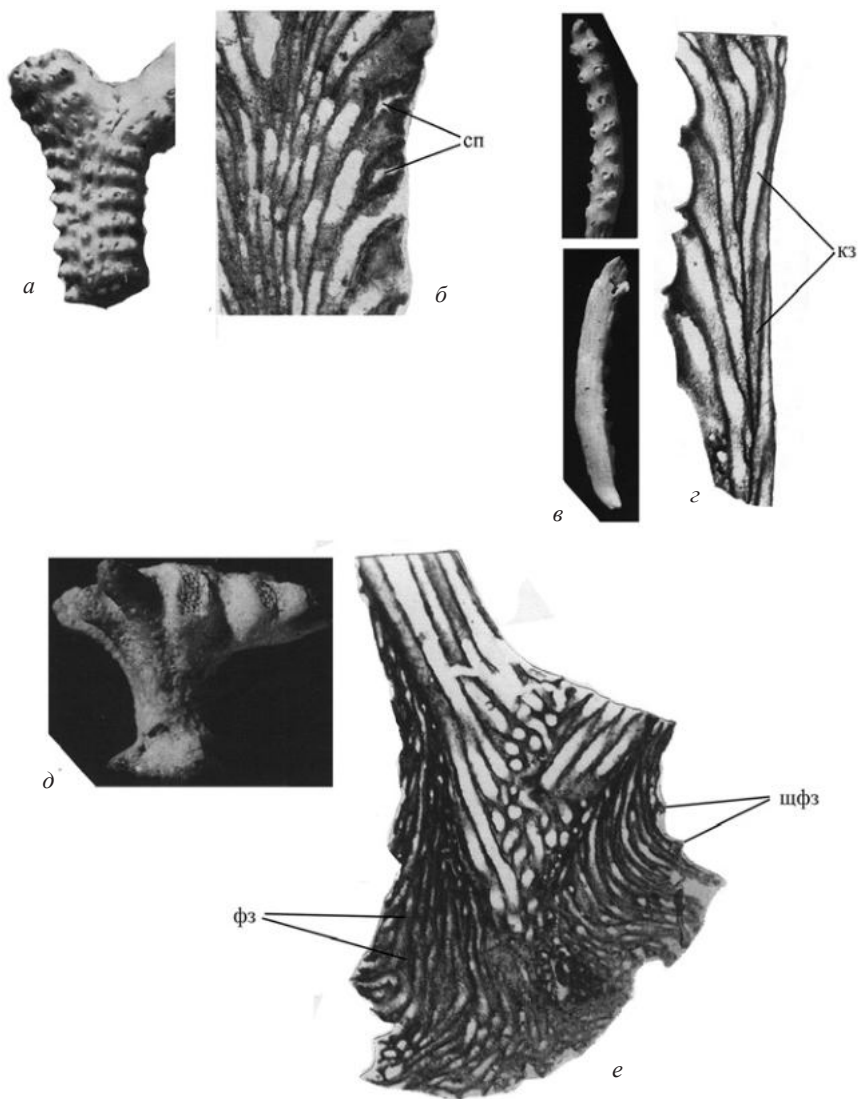


Рис. 6. Особенности морфологии мшанок: *a, б* – *Sulcocava torulosa* Viskova, 1972; голотип ПИН, № 2052/201; фрагмент прямой колонии с линейными фасциклями и сложными порами (сп) в стенках автозооидов: *a* – общий вид (x12), *б* – продольное сечение (x40); ТСК – групповое; Ульяновская обл.; нижний маастрихт; *в, г* – *Idemona osculata* Viskova, 2004; голотип ПИН, № 2922/40; фрагмент прямой ветви с линейными фасциклями: *a* – фронтальная сторона (x12), *б* – дорсальная (x12); *в* – продольное сечение, видны автозооиды фронтальной стороны и криптозооиды (кз), формирующие дорсальную сторону (x40); ТСК – групповое; Беларусь, Гродно; нижний кампан; *д, е* – *Bicaeva fungiformis* (Hagenow, 1846); грибовидная колония с радиальными фасциклями: *a* – экз. ПИН, № 2922/14; вид сбоку (x12); *б* – экз. ПИН, № 2922/13; продольное сечение нижней половины колонии, видны автозооиды и нисходящие фирматозооиды (фз) с шипами (ш) (x40); ТСК – групповое; местонахождение и возраст те же.

Автозооиды. У юрских и меловых *Stenolaemata*, как и у современных мшанок, автозооиды выполняли важнейшие жизненные функции – питания и размножения. Автозооиды *Tubuliporida* (рис. 1,а, б; 2) и *Ceriporida* (рис. 1,з, д; 3) представляли вариации известковых цилиндрических или призматических трубок с терминальной округлой или округло-угловатой апертурой (Вискова, 1972, 1992), автозооиды *Melicerititida* (рис. 4) – воронковидные (у прямых колоний) или ромбовидные (у инкрустирующих форм) камеры (Вискова, 1972, 2016; Taylor, 1994). Апертуры у *Melicerititida* были полукруглыми, закрытыми известковыми оперкулами. Они располагались в дистальной половине фасеток – известковых пластин, закрывавших более крупные, чем апертуры, терминальные отверстия автозооидов. Фасетки имели вид наружных стенок, но они не гомологичны наружным стенкам автозооидов *Tubuliporida* (Вискова, 2016).

Гетерозооиды. Наряду с автозооидами в колониях юрских и меловых *Stenolaemata* развивались различного типа гетерозооиды. Становление полиморфизма зооидов было связано с их дифференциацией на выполнение различных функций. До середины юры гетерозооиды были представлены только выводковыми камерами и кенозооидами (Walter, 1969; Jablonski et al., 1997 и др.). В средней юре в отряде *Tubuliporida* появились ризоиды, циркулярные рептозооиды (рис. 1,а, б), базальные рептозооиды (рис. 2,д), нанозооиды (рис. 1,е), в отряде *Ceriporida* – поверхностные лакуны (рис. 1,д), альвеолы, однослойные и многослойные (рис. 3,б), в отряде *Melicerititida* – кенозооиды, недифференцированные элеозооиды, демизооиды и рострозооиды (рис. 4,а, е) (Вискова, 2006, 2007, 2009, 2011; Taylor, 1994). Во всех трех отрядах особую роль играли выводковые камеры типа гонозооидов (рис. 2,а). В них вынашивались личинки, которые обеспечивали расселение мшанок и освоение ими всевозможных субстратов.

Все упомянутые гетерозооиды получили широкое распространение в меловую эпоху и дополнились новыми. У мшанок *Tubuliporida* и *Ceriporida* появились тергозооиды (рис. 5,а–в), маргинальные рептозооиды (рис. 5,з), интерзооиды (рис. 5,д–ж), сложные поры (рис. 6,а, б), мезозооиды, эксиллязооиды, дактилетры, криптозооиды (рис. 6,в, г), фирматозооиды (рис. 6,д, е), стенозооиды (Вискова, 1972, 1992, 2004, 2007, 2009; Buge, Voigt, 1972; Voigt, 1987; Illies, 1981 и др.). У меловых *Melicerititida* к различным вариациям демизооидов и рострозооидов добавились своеобразные трифолиоиды (рис. 4,з, д) (Вискова, 1972, 2016; Taylor, 1994).

Трофическое структурирование колоний (ТСК). В формировании морфологического разнообразия юрских и меловых *Stenolaemata* не менее важную роль играло ТСК (Вискова, 2017). Определяется оно характером расположения на поверхности колоний апертур автозооидов, деятельность которых обеспечивала эффективное экстрагирование пищевых частиц из водных потоков. При относительно равноудаленном расположении апер-

тур имело место индивидуальное ТСК (рис. 1; 2,а; 4; 5,з), и разнообразие мшанок формировалось в большей степени различными жизненными формами. Колонии, в которых апертуры были собраны в разного рода пучки, одно-, двух-, многорядные линейные, кольцевые и радиальные фасцикли, характеризовались групповым ТСК (рис. 2,б, д; 5,а, б, д; 6,а, в, д), их разнообразие усиливалось разными формами роста. Известен случай комбинированного ТСК (рис. 3), при котором в одной колонии юрской мшанки имело место индивидуальное и групповое ТСК (Вискова, 2009).

К концу мела, особенно в кампане и маастрихте, *Stenolaemata* достигли огромного морфологического и количественного разнообразия (Вискова, 1995). Это можно связать с их экологической дифференцировкой и адаптацией к новым биотопам, появившимся в результате обширных трансгрессий (Найдин и др., 1986). Однако на рубеже маастрихта и дания большая часть *Stenolaemata* вымерла, после чего начался их эволюционный упадок. В современных морях они представлены в основном мезозойскими реликтами *Tubuliporida* и *Ceriporida*.

Автор признателен И.О. Ренга за оказанную помощь в подготовке иллюстраций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вискова Л.А. 1972. Позднемеловые мшанки *Cyclostomata* Поволжья и Крыма. М.: Наука. 96 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 132).
- Вискова Л.А. 1992. Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250).
- Вискова Л.А. 1995. Динамика родового разнообразия мшанок (классы *Stenolaemata* и *Eurystomata*) в интервале триас – ныне // В сб. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН. Вып. 2. С. 80–83.
- Вискова Л.А. 1998. Формы проявления колониальности у ископаемых и современных морских мшанок // Палеонтол. журн. № 1. С. 43–50.
- Вискова Л.А. 2004. Идмонеиформные *Tubuliporina* (мшанки *Stenolaemata*): особенности морфологии, вопросы систематики, новые таксоны // Палеонтол. журн. № 1. С. 43–55.
- Вискова Л.А. 2006а. Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 81. Вып. 4. С. 49–59.
- Вискова Л.А. 2006б. Диверсификация юрских мшанок (*Stenolaemata*) Русской платформы // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК. ПИН РАН. С. 168–176.

- Вискова Л.А.* 2007. Меловые мшанки и некоторые особенности их развития в морях Русской платформы // Эвстатические колебания уровня моря в фанерозое и реакция на них морской биоты. Мат-лы совещ. 13 ноября 2007 г. Москва. С. 24–29.
- Вискова Л.А.* 2009. Новые данные о колониальной морфологии юрских мшанок класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. № 5. С. 65–70.
- Вискова Л.А.* 2011. Редкие мшанки (*Stenolaemata*) с билатеральными колониями из юры и мела Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. № 1. С. 37–47.
- Вискова Л.А.* 2014. Энантиоморфная модификация зооидов и колоний у ископаемых и современных морских мшанок // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 89. Вып. 1. С. 45–57.
- Вискова Л.А.* 2016. Мшанки *Melicerititida*: особенности морфологии и положение отряда в таксономической структуре класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. № 2. С. 48–57.
- Вискова Л.А.* 2017. Некоторые особенности поведенческих реакций лофофора и трофическое структурирование колоний постпалеозойских мшанок *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. № 5. С. 37–45.
- Клюге Г.А.* 1962. Мшанки северных морей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 584 с.
- Марфенин Н.Н.* 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 239 с.
- Найдин Д.П., Похилайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А.* 1986. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука. 263 с.
- Шевырев А.А.* 1979. Биogeография юры // Итоги науки и техники. Стратигр. Палеонтол. М.: ВИНТИ. Т. 9. С. 29–58.
- Buge E., Voigt E.* 1972. Les *Cellulipora* (Bryozoa, Cyclostomata), du Cénomaniien Français et la famille des Celluliporidae // Géobios. V. 5. Fc 2. P. 121–150.
- Illies G.* 1981. Evolutionary trends in buddings of stomatopod cyclostomatous Bryozoa and Stomatopropsis n. gen. // Oberrhein. geol. Abh. Karlsruhe. Jg. 30. S. 127–136.
- Jablonski D., Lidgard S., Taylor P.D.* 1997. Comparative ecology of bryozoan radiations: origin of novelites in cyclostomes and cheilostomes // Palaios. V. 12. P. 505–523.
- McKinney F.K.* 1993. A faster-paced world?: contrasts in biovolume and life-process rates in cyclostome (class *Stenolaemata*) and cheilostome (class *Gymnolaemata*) bryozoans // Paleobiology. V. 19. № 3. P. 335–351.
- Taylor P.D.* 1978. The spiral bryozoan *Terebellaria* from the Jurassic of southern England and Normandy // Palaeontology. V. 21. P. 357–391.
- Taylor P.D.* 1994. Systematics of the Meliceritid Cyclostome Bryozoans; Introduction and the Genera *Elea*, *Semielea*, and *Reptomulteia* // Bull. nat. hist. mus. Lond. (Geol.). V. 50. No 1. P. 1–103.
- Taylor P.D., Ernst A.* 2008. Bryozoans in transition: the depauperate and patchy Jurassic biota // Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. V. 263. Nos. 1–2. P. 9–23.
- Viskova L.A.* 2016. Morphogenesis in the Individual and Historical Development

of Marine Post Paleozoic Tubuliporida (Bryozoa, Stenolaemata) // Paleontol. j. V. 50. No. 14. P. 9–18.

Voigt E. 1987. Neue cyclostome Bryozoen aus der Maastrichter Tuffkreide (Ob. Maastrichtium) // Palaont. z. 6. S. 41–56.

Walter B. 1969. Les Bryozoaires jurassiques en France. Etude systematique. Rapports avec la stratigraphie et la paleoecology / Docum. lab. géol. fac. sci. Lyon. № 35. 328 p.

The formation of the morphological diversity of Bryozoans Stenolaemata during Jurassic and Cretaceous periods

L.A. Viskova

The most important specialities of Jurassic and Cretaceous bryozoans Stenolaemata – life forms, autozooids, heterozooids and trophical structuring of colonies are observed. These and other specialities and their variations make the base of morphological diversity of the observed bryozoans.

УДК 564.551

ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ БРАХИОПОД ОТРЯДА SPIRIFERIDA НА РУБЕЖЕ ДЕВОНСКОГО И КАМЕННОУГОЛЬНОГО ПЕРИОДОВ

Г.А. Афанасьева

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

Состав и плотность донных грунтов, а также подвижность придонных вод морских водоемов рассматриваются в ряду основных факторов, стимулирующего и ограничивающего свойства, определивших изменения таксономического состава и экологического типа основных групп отряда *Spiriferida* на рубеже девонского и каменноугольного периодов.

На основании анализа данных по составу, распространению и фациальной приуроченности основных групп спириферид на материалах из девонских и каменноугольных отложений Русской платформы, Урала, Кузнецкого бассейна, Верхоянья, Колымского и Омолонского массивов, Закавказья, Бельгии, Монголии, Австралии, Северной Америки и литературных данных рассмотрены некоторые возможные факторы формирования их разнообразия на границе девона и карбона.

В истории развития отряда *Spiriferida*, одного из наиболее широко распространенных групп палеозойских брахиопод, на рубеже девонского и каменноугольного периодов произошла отчетливая смена разнообразия на уровне надсемейств: в девоне основная масса родов спириферид принадлежала надсемейству *Cyrtospiriferoidea*, а в карбоне – *Spiriferoidea*.

В позднем девоне циртоспирифероидеи были представлены не менее, чем 23-мя родами. В фаменском веке их насчитывалось 13, ни один из которых не перешел в ранний карбон. Наиболее многочисленными были представители родов: *Cyrtospirifer Nalivkin*, *Tenticospirifer Tien*, *Sphenospira Cooper*, *Liraspirifer Stainbrook*, *Syringospira Kindle*, *Tarandospirifer Simakov*. Фактически на рубеже фаменского века позднего девона и турнейского века раннего карбона произошло полное вымирание надсемейства *Cyrtospiriferoidea*.



Рис. 1. *Cyrtospirifer markovskii* Nalivkin; верхний девон, франкий ярус, евлановский горизонт Подмосковной котловины (Сарычева, Сокольская, 1952).

В раннем карбоне надсемейство Spiriferoidea было представлено широко распространенными видами, по крайней мере, 15 родов. Из них наиболее многочисленными были виды родов: *Spirifer* Sowerby, *Unispirifer* Campbell, *Imbrexia* Nalivkin, *Ectochoristites* Campbell, *Atylephorus Sartenaer et Plodowski*, *Fernglenia* Carter, *Prospira* Maxwell. Позднее, в особенности начиная со среднего карбона, число родов надсемейства увеличилось до более чем 100.

Сравнительный морфо-экологический анализ материала показал, что на рубеже девона и карбона изменился также этологический тип спириферид.

В позднем девоне циртоспирифероидеи в большинстве своем обладали раковиной с прямой или слабо загнутой, несвернутой макушкой и высокой уплощенной ареей брюшной створки (рис. 1–4). По-видимому, они прикреплялись выходящей через дельтирий ножкой в виде хрящевато-мышечного тяжа к твердому субстрату или к скелетам других организмов на протяжении всей своей жизни. При этом ареея брюшной створки прилегалась к поверхности морского дна, обеспечивая более устойчивое положение на субстрате в качестве опоры. Положение спинной створки в зависимости от рельефа морского дна могло быть горизонтальным или вертикальным



Рис. 2. *Tenticospirifer dobroljubovae* Besnossova; верхний девон, фаменский ярус, абышевский горизонт Кузнецкого бассейна (Безносова, 1959).

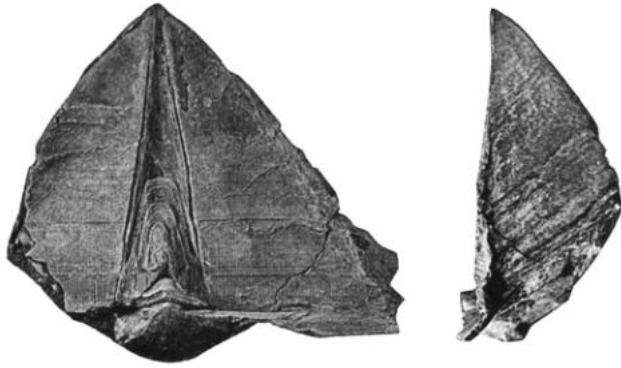


Рис. 3. *Sphenospira alta* (Hall); верхний девон, верхний фамен США (Cooper, 1954).

(рис. 5, 6). Эти спирифериды представляли усложненный подтип якорного экологического типа брахиопод (Иванова, 1949). Связь с субстратом у девонских циртоспирифероидей проявлялась особенно отчетливо, так как все они на протяжении всей жизни были связаны с местом поселения, постоянно прикрепляясь к твердому субстрату при помощи ножки.

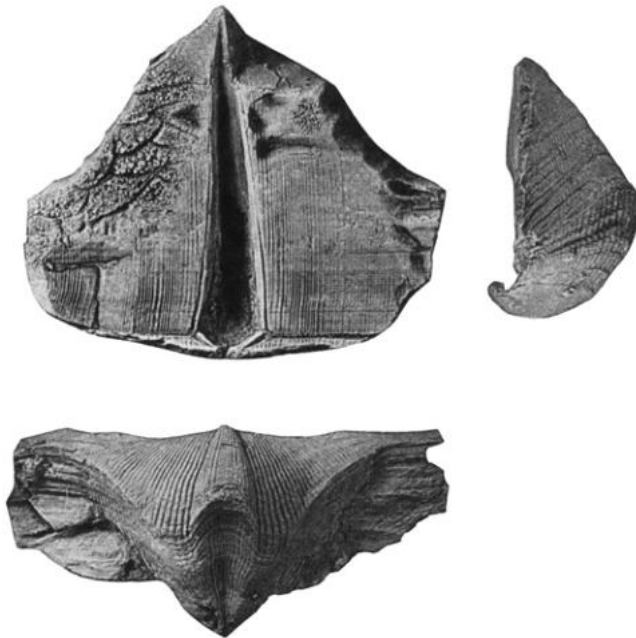


Рис. 4. *Syringospira prima* Kindle; верхний девон, фамен США (Cooper, 1954).

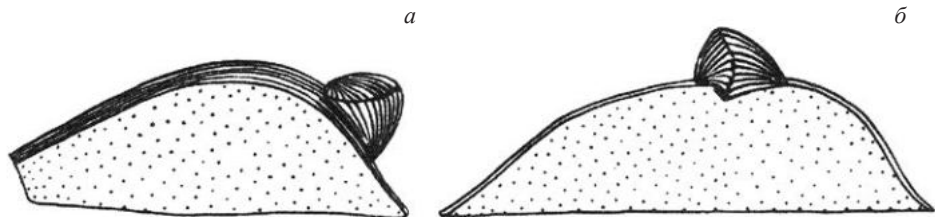


Рис. 5. Положения на субстрате *Tenticospirifer tenticulum* (Verneuil): *a* – спинная створка расположена горизонтально; *б* – вертикально; верхний девон, фран, бургские слои Главного девонского поля (Геккер, 1983).

В карбоне спирифероидеи обладали загнутой свернутой макушкой и низкой вогнутой ареей брюшной створки и развитым макушечным утолщением, которое развивалось с ростом раковины в течение онтогенеза (рис. 7–10). У этих спириферид плоскость ареи брюшной створки оказывалась приподнятой над субстратом и уже не могла играть роль опоры, а ножка не могла самостоятельно служить средством прикрепления к субстрату раковины взрослых особей. Дельтирий служил для выхода ножки только у молодых форм, а у взрослых особей с развитым макушечным утолщением он, по-видимому, становился проходом для дидукторов между замочным отростком и дном брюшной створки (Campbell, 1962). Это могло свидетельствовать о том, что в течение онтогенеза прикрепление к субстрату ножкой у них сменялось свободным лежанием на дне с частичным погружением в осадок (рис. 11). Они представляли уже как основной подтип якорного типа, так и утяжеленный подтип свободнолежащего экологического типа брахиопод (Иванова, 1949, Афанасьева, 2014). В последнем случае макушечное утолщение играло роль балласта. Кроме того, ножка у этих спи-

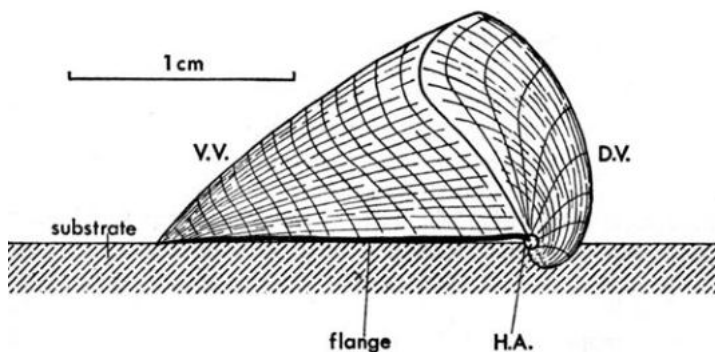


Рис. 6. Положение на субстрате *Syringospira Kindle* (Rudwick, 1970).

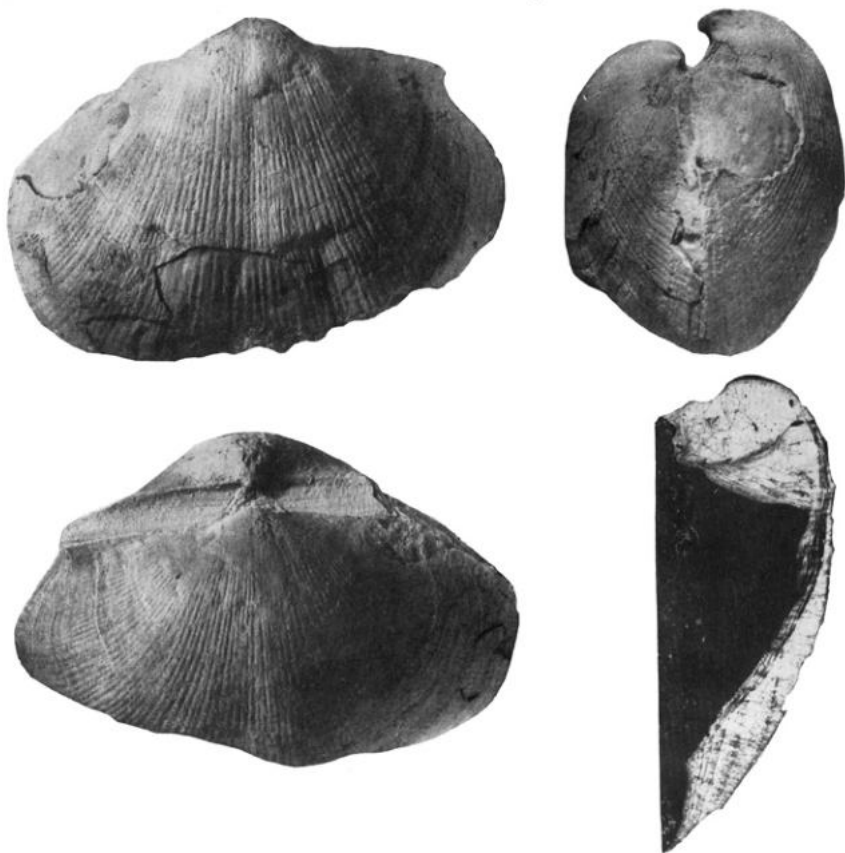


Рис. 7. *Spirifer subgrandis* Rotai; нижний карбон, турнейский ярус, нижнетерсинский горизонт (Безносова, 1959).

риферид могла располагаться вдоль ареи в виде тяжа с разветвлениями по боковым краям, которые удерживали раковину на грунте (рис. 12). Предположение существования разветвленной ножки у каменноугольных спириферид (Иванова, 1949) основано на сравнении с современными брахиоподами, обитающими на глобигериновых илах и прикрепляющимися к раковинам глобигерин ответвлениями ножки (рис. 13).

По мнению многих исследователей, для современных и вымерших эпибионтов распределение различных этологических типов определяется главным образом характером субстрата и гидродинамики придонных вод. При этом структурные, текстурные особенности и плотность осадка оказывают большее влияние на бентос, чем его состав. Известно, что в современных морях на плотных и мягких грунтах формируются совершенно различные



Рис. 8. *Unispirifer pesassicus* (Tolmatschow); нижний карбон, турнейский ярус, нижне-терсинский горизонт Кузнецкого бассейна (Безносова, 1959).

сообщества. Неподвижно прикрепленные формы преобладают на твердых грунтах, а на рыхлом субстрате и мягких грунтах – неподвижные свободно-лежащие (Невеская, 1981; Невеский, 1999). Характер осадков вообще, по-видимому, во многом определял распределение морских сообществ в каждом интервале геологического времени и общая картина распространения бентосных животных по дну представляет собой как бы итог реализации требований, предъявляемых ими к осадкам (Соколова, 1977).

Для современных брахиопод, как и для всех пассивных бентосных фильтраторов-сестонофагов, в ряду основных факторов стимулирующего и ограничивающего воздействия, определяющих их распространение, наряду с физическими и химическими свойствами воды и биологической продуктивностью региона, является тип грунта – его состав, плотность, а также подвижность придонных вод (Нейман, Зезина, Семенов, 1977). Есть основания предполагать, что и для палеозойских представителей типа эти же факторы играли первостепенную роль, поскольку брахиоподы на протяжении всей истории существования, будучи многочисленными и морфологически разнообразными, обладали единым типом биологической организации и узким этолого-трофическим диапазоном (Афанасьева, Невес-

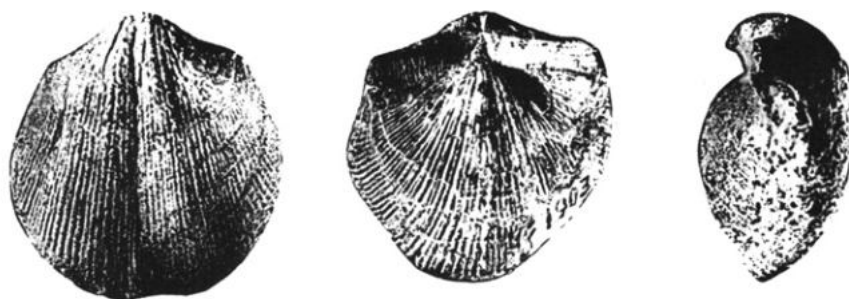


Рис. 9. *Ectochoristites wattsi* Campbell; нижний карбон, турнейский ярус Австралии (Campbell, 1957).



Рис. 10. *Podtscheremia ivanovi* Nalivkin; нижний карбон, турнейский ярус, кизеловский горизонт Урала (Наливкин, 1979)

ская, 1994). К тому же в целом разнообразие этологических группировок во времени менялось мало.

Формирование разнообразия спириферид на рубеже девона и карбона, по-видимому, можно связать со значительными изменениями в осадконакоплении, которые произошли в это время, повлиявшими на характер донных грунтов морских водоемов.

В геосинклинальных и платформенных шельфовых морях позднего девона преобладали карбонатно-терригенные осадки. Характерным было распространение плотных жестких грунтов. Участки твердого морского дна могли обладать небольшими размерами и быть представлены фациями как гладкого, так и неровного каменного морского дна или ракушечными фа-

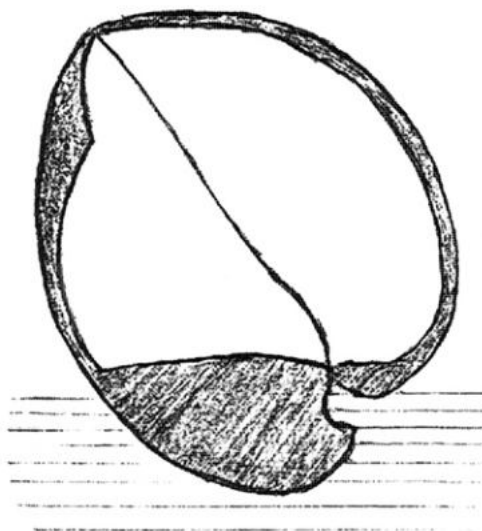


Рис. 11. *Spirifer subgrandis* Rotai; предполагаемое прижизненное положение на субстрате (Афанасьева, 2014).

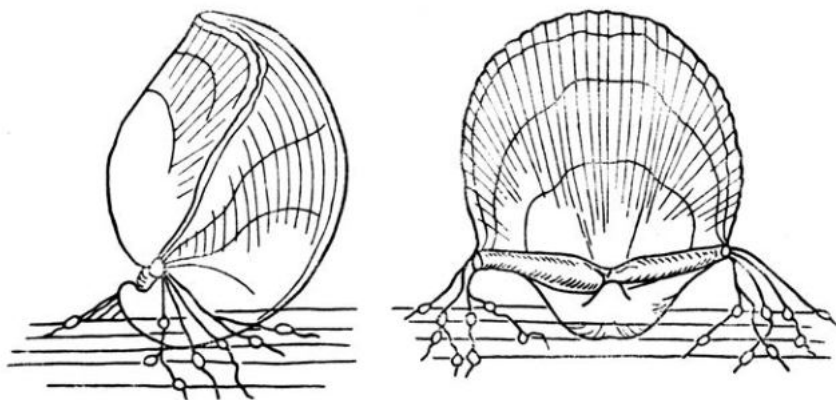


Рис. 12. Предполагаемый способ прикрепления к субстрату у рода *Choristites* Fischer (Иванова, 1949).

циями (Геккер, 1983). Циртоспирифероидеи, по-видимому, существовали, постоянно прикрепляясь ножкой ко дну, в основном на твердых плотных известково-терригенных, терригенных, известково-детритусовых грунтах и на уплотненных, быстро затвердевающих известковых илах в условиях низкой гидродинамики в прибрежной, мелководной и относительно глубоководной зонах моря, а также на отмелях, удаленных от берега (Геккер, 1960, 1983; Буко, 1979; Palmer, 1982; Невеская, 1998; Невеский, 1998).

В карбоне преобладали карбонатные осадки, в том числе мягкие известковые илы различного типа, на которых и существовали спирифероидеи в условиях прибрежной зоны мелководного открытого шельфа, в лагунах, бухтах и на удаленных от берега отмелях, с различным гидродинамическим режимом – от волнового поля до затишных участков (Иванова, 1949, 1958; Сарычева и др., 1952; Максимова, 1963, 1984; Осипова и др., 1983; Невеская, 1998). Общее разнообразие замковых брахиопод твердых грунтов в карбоне по сравнению с девонем существенно сократилось, а в мелководных шельфовых фациях увеличилось, как в геосинклиналях, так и на платформах (Palmer, 1982; Невеская, 1994). Спирифероидеи, по-видимому, на ранних стадиях могли прикрепляться ножкой к отдельным твердым элементам субстрата в виде гальки или скелетов донных беспозвоночных, затем переходя к свободному лежанию на мягком грунте. Большое экологическое разнообразие раннекаменноугольных спириферид по сравнению с позднедевонскими можно объяснить, по-видимому, тем фактом, что мягкие грунты вообще представляют большее разнообразие условий, чем твердые и, соответственно, больший набор жизненных форм. Для каменноугольных спириферид свободнолежащего экологического типа, как

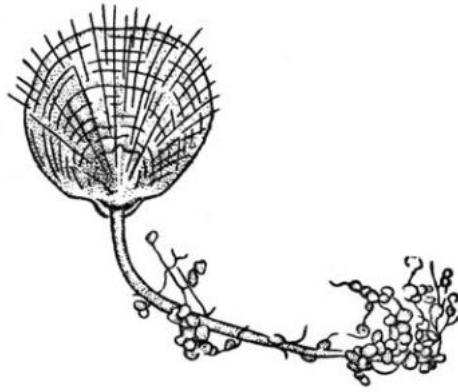


Рис. 13. Прикрепление разветвленной ножкой к раковинам глобигерин современной брахиоподы *Chlidonophora chuni* Blochmann (Иванова, 1949).

и для всей эпифауны мягких грунтов, приобретает важность соотношения приподнимающейся над осадком и погруженной в осадок частей животного, которое должно было обеспечивать устойчивое положение на грунте, Этим определяется степень развития у них макушечного утолщения.

На рубеже девона и карбона в связи с изменением гидродинамики менялся, по-видимому, и характер питания спириферид, поскольку большинство донных животных связано с этим элементом среды обитания не только топически, но и трофически. Трофическая структура современных брахиоподовых биоценозов в значительной мере зависит от характера грунта и гидродинамики (Зезина, 1976, 1985). Отношение бентосных организмов к субстрату, их этологическая характеристика отражается также в трофических классификациях (Невеская, 1981). Это относится, прежде всего, к неподвижным сестонофагам низкого уровня водного столба, каковыми являются все брахиоподы, для которых субстрат и подвижность воды над ним играют важную роль в процессе питания. Более высокое положение над поверхностью дна у каменноугольных спириферид, по-видимому, улучшало условия их питания. Современные беспозвоночные сестонофаги наряду с физическими свойствами субстрата нуждаются в определенной гидродинамической обстановке над ним (Соколова, 1977). В частности, для ныне живущих брахиопод достаточное количество и качество органической взвеси, которой они питаются, обеспечивается, в том числе, движением придонных вод (Зезина, 1976). Вероятно, подобным же образом гидродинамика могла влиять и на образ жизни спириферид позднего девона – раннего карбона и быть одним из факторов формирования их разнообразия на данном этапе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А.* 2014. Аллометрия ископаемых брахиопод // Сб. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии». М.: ПИН РАН. С. 154–63.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* 1994. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // Сб. «Экологические перестройки в эволюции биосферы». Вып. 1. М.: Недра. С. 101–108.
- Безносова Г.А.* 1959. Нижнекаменноугольные брахиоподы Кузнецкого бассейна (семейства Cyrtospiriferidae и Spiriferidae) // М.: Изд-во АН СССР. 136 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 75).
- Буко А.* 1979. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир. Науки о Земле. Т. 75. 320 с.
- Геккер Р.Ф.* 1933. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры главного поля // М.–Л.: Изд-во АН СССР. (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. IV). С. 159–280.
- Геккер Р.Ф.* 1960. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна // Таллин; Изд. АН ЭстССР. (Тр. И-та геол. ЭстССР; Т. V). С. 199–228.
- Геккер Р.Ф.* 1983. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля // М.: Наука. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 190). 140 с.
- Зезина О.Н.* 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138 с.
- Зезина О.Н.* 1985. Современные брахиоподы и проблемы батиальной зоны океана. М.: Наука. 248 с.
- Иванова Е.А.* 1949. Условия существования, образ жизни и историческое развитие некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины // М.: Изд-во АН СССР. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 21). 152 с.
- Иванова Е.А.* 1958. Развитие фауны в связи с условиями существования // М.: Изд-во АН СССР. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 69). 303 с.
- Максимова С.В.* 1963. Палеогеография и приуроченность фауны к фациям и зонам водоема / Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины. Ред. Т.Г. Сарычева, А.Н. Сокольская, Г.А. Безносова, С.В. Максимова. М.: Изд-во АН СССР. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 95). С. 44–60.
- Наливкин Д.В.* 1979. Брахиоподы турнейского яруса Урала. Л.: Наука. 248 с.
- Невеская Л.А.* 1981. Принципы экологической классификации современного бентоса и возможности их приложения для интерпретации ископаемых сообществ / М.: Изд-во ВИНТИ. Совр. сост. и осн. направления изучения брахиопод. Т. II. С. 40–65.
- Невеская Л.А.* 1994. Динамика систематического и этолого-трофического состава бентосных сообществ в течение палеозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 94–101.
- Невеская Л.А.* 1998. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой // М.: Наука. (Тр. ПИН РАН; Т. 270). 502 с.

- Невская Л.А.* 1999. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой // М.: Наука. (Тр. ПИН РАН; Т. 274). 504 с.
- Невский Е.Н.* 1998. Грунты. Палеоэкологический анализ как основной метод реконструкции биотомии океанов и морей прошлого / **Этапы развития бентоса фанерозойских морей.** Палеозой Ред. Л.А. Невская. М.: Наука. (Тр. ПИН РАН; Т. 270). С. 79–88.
- Невский Е.Н.* 1999. Осадконакопление / Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. Ред. Л.А. Невская. М.: Наука. (Тр. ПИН РАН; Т. 274). С. 347–349.
- Нейман А.А., Зезина О.Н., Семенов В.Н.* 1977. Донная фауна шельфа и материкового склона. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука. С. 269–281.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н., Геккер Р.Ф.* 1983. Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы. Сб. «Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов // М.: Наука. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 194). С. 98–119.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н.* 1952. Определитель палеозойских брахиопод Подмосковной котловины // М.: Изд-во АН СССР. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 36). 303 с.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А.* 1962. Фациальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины // Палеонтол. жур. № 4. С. 58–64.
- Соколова М.Н.* 1977. Приспособления донных животных к использованию органического вещества грунтов. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана // М.: Наука. С. 53–57.
- Campbell K.S.W.* 1957. A Lower Carboniferous brachiopod – coral fauna from New South Wales // J. paleontol. V. 31. N 1. P. 34–98.
- Campbell K.S.W.* 1962. Marine fossils from the Carboniferous glacial rocks of New South Wales // J. paleontol. V. 36. N 1. P. 38–52.
- Cooper G.A.* 1954. Unusual Devonian brachiopods // J. paleontol. V. 28. N 3. P. 325–332.
- Palmer T.J.* 1982. Cambrian to Cretaceous changes in hardground communities // Lethaia. V. 15. N 4. P. 309–323.
- Rudwick M.J.S.* 1970. Living and fossil brachiopods // L.: Hutchinson. 199 p.

Formation of the diversity of brachiopods Spiriferida order at the Devonian – Carboniferous boundary

G.A. Afanasjeva

Composition and solidity of seabed grounds, and also the mobility of bottom waters in sea reservoirs are observed in a row of main factors stimulating and limiting properties, determining the changes between taxa variety and ecological type of Devonian and Carboniferous periods.

УДК 564.5:551

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СКУЛЬПТУРЫ НАРУЖНОЙ РАКОВИНЫ ПАЛЕЗОЙСКИХ ЦЕФАЛОПОД. КАК ПОЯВИЛОСЬ И ЧТО ЗНАЧИТ?

И.С. Барсков

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
is_barskov@mail.ru*

Первым типом орнаментации было появление кольчатых раковин в раннем ордовике у плектроноцерид, эллесмероцерид, эндоцерид. Функциональное значение этой скульптуры – увеличение плавучести фрагмента. Позже, со среднего ордовика кольчатые раковины независимо появлялись во всех таксонах цефалопод, с ортоцераконовой, циртоцераконовой, планоспиральной, гетероморфной раковиной. Со временем первичная гидростатическая функция кольчатой скульптуры была утрачена, однако ребристость наружной поверхности раковины оставалась одной из наиболее распространенных типов орнаментации. Первичное функциональное значение продольной орнаментации у циртоцераконовых, ортоцераконовых форм, спиральной орнаментации у свернутых раковин остается неясным. Латеральные приустьевые горизонтальные выступы, известные у ряда неродственных таксонов в девоне и позднем палеозое, служили в виде направляющих плоскостей, поддерживающих ориентированное положение животного при активном движении с помощью гипнома. Мелкие особенности орнаментации раковины, как и ее окраску, очень трудно или невозможно интерпретировать функционально или адаптивно. Можно предполагать, что наиболее вероятной «целью» появления такой орнаментации является необходимость узнавания особей своего вида (свой/чужой) при поиске партнера для продолжения рода. Такой тип орнаментации можно было бы называть функциональной красотой.

ВВЕДЕНИЕ

Скульптура наружной раковины цефалопод, наряду с формой раковины, является одним из характернейших морфологических признаков. Иногда (в особенности, в англоязычной литературе) эту черту раковины называют орнаментацией, вместе с тем, в частности, для наших целей, в

связи с особенностями сохранности ископаемого материала, имеет смысл различать понятия «скульптура» и «орнаментация», хотя и то, и другое, несомненно, элементы орнамента раковины. Под скульптурой мы будем понимать выпуклости и вогнутости на раковине, которые захватывают все раковинные слои и выражены на внутреннем ядре. Под орнаментацией мы понимаем более мелкие неровности на поверхности раковины, которые выражены только в наружном слое раковины и не отражаются на внутреннем ядре. Особенности наружного орнамента имеют важное, чаще всего, ключевое, значение как для познания биологического разнообразия этой группы моллюсков (создание системы), так и для теоретических филогенетических построений (например, профетические стадии эволюции (протерогенез), Павлов, 1901). Количество родов со скульптурированной раковинной в разных таксонах палеозойских цефалопод и на разных временных уровнях будет ясно из последующего обсуждения.

Одно из объяснений появления и функционального значения скульптуры у аммоноидей было предложено В.Е. Руженцевым: «Функциональное значение скульптуры (аммоноидей, И.Б.) понятно. Она служила для создания большей прочности очень тонкой наружной стенки с минимальной затратой материала и, следовательно, с наименьшим утяжелением всей раковины. На протяжении длительной истории аммоноидей отбор шел на упрочение раковины, что достигалось, во-первых, усилением скульптуры и, во-вторых, усложнением перегородок – своеобразного внутреннего каркаса. Бугорки и шипы могли служить также в качестве защитных приспособлений при нападении врагов» (Руженцев, 1962, с. 262–263).

Приведенное рассуждение о значении скульптуры как средства упрочения раковины справедливо лишь частично. Несомненно, что скульптурные элементы способствуют упрочению раковины, позволяя, кроме того, минимизировать «материальные» и энергетические ресурсы организма для ее построения... используя меньшее количество материала. Эти соображения могут быть подкреплены сравнением микроструктурных особенностей раковины аммоноидей и свернутых наутилид. У свернутых наутилид при перекрытии оборотов в дорсальной стенке последующего оборота сохраняются все три слоя раковины, как и в вентральной стенке, тогда как у свернутой раковины аммонитов в дорсальной стенке последующего оборота присутствует только один внутренний слой. «Сэкономленный» материал, возможно, шел на построение сложной перегородки. Образование экзотических выростов раковины и шипов может быть защитным приспособлением.

Вместе с тем, предложенная интерпретация функции скульптуры лишь как средства упрочения раковины не объясняет причин ее появления, ее разнообразие и адаптивное значение. Утверждение о том, что в эволюции аммоноидей «отбор шел на упрочение раковины» и, следовательно, побудительным мотивом эволюционного тренда в развитии аммоноидей,

закрывающегося в усложнении различными способами перегородки и лопастной линии, было совершенствование способов упрочения раковины, явно противоречит самой идее «теории основного звена», развиваемой В.Е. Руженцевым. Более логичным объяснением представляется гипотеза о том, что функционально усложнение перегородки и перегородочной линии, было одним из способов совершенствования управления плавучестью – решением главной проблемы для животных, обладавших гидростатическим аппаратом (Барсков, 1999; Barskov et al., 2008).

Целью настоящей работы является выяснение того, когда и почему возникла первая скульптура раковины у цефалопод, как и когда появлялись различные типы скульптуры в разных таксонах, имеет ли скульптура раковины функциональное и адаптивное значение, если да, то какая и какое.

МАТЕРИАЛ

Материалы для подсчета количества родов со скульптурированной раковиной разного типа и иллюстрации взяты в основном, из мировых сводок (Руженцев (ред.), 1961; Moore (ed.), 1964), с различных сайтов в интернете, использованы также данные, приведенные в работе Т.Б. Леоновой (2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первые представители цефалопод известны с последней трети позднего кембрия: около 40 родов трех-четырёх отрядов, и все они имели гладкую раковину. Первые скульптурированные формы появились в раннем ордовике независимо в отрядах *Ellesmerocerida*, *Orthocerida*, *Endocerida* и были представлены прямыми или согнутыми раковинами с поперечными кольцами. Первоначально на каждую камеру фрагмокона приходилось по одному кольцу (рис. 1,а). Функциональное значение обретения кольчатости – самого первого и наиболее распространенного типа скульптуры – вполне объяснимо рационально: это один из способов, и в то время, вероятно, единственный, увеличения объема камер фрагмокона, то есть увеличения плавучести при сохранении высоты камер фрагмокона. «Бочкообразные» камеры при той же высоте имеют больший объем, чем субцилиндрические. Позже, со среднего ордовика, появились формы, у которых на одно кольцо приходилось несколько камер (рис. 1,б) и формы с несколькими кольцами на одну камеру (рис. 1,г). Очень скоро, однако, эта первичная функция поперечной скульптуры была утеряна – были найдены другие способы повышения плавучести (увеличение высоты камер, связанное с ускорением роста, совершенствование функции сифона (выпадение ряда слоев и их перегруппировка в оболочке сифона – соединительных колец) и другие. Кольца превратились в поперечные ребра. Интересно, что это «превращение», по-видимому, можно даже проследить на фактическом материале. Особенно хорошо это видно у представителя рода *Eurizoceras* из отряда *Opsocerida* (рис. 1,з). У этого экземпляра сохранились все раковинные слои. Внутренний слой несет низкие поперечные кольца, по одному на камеру, и

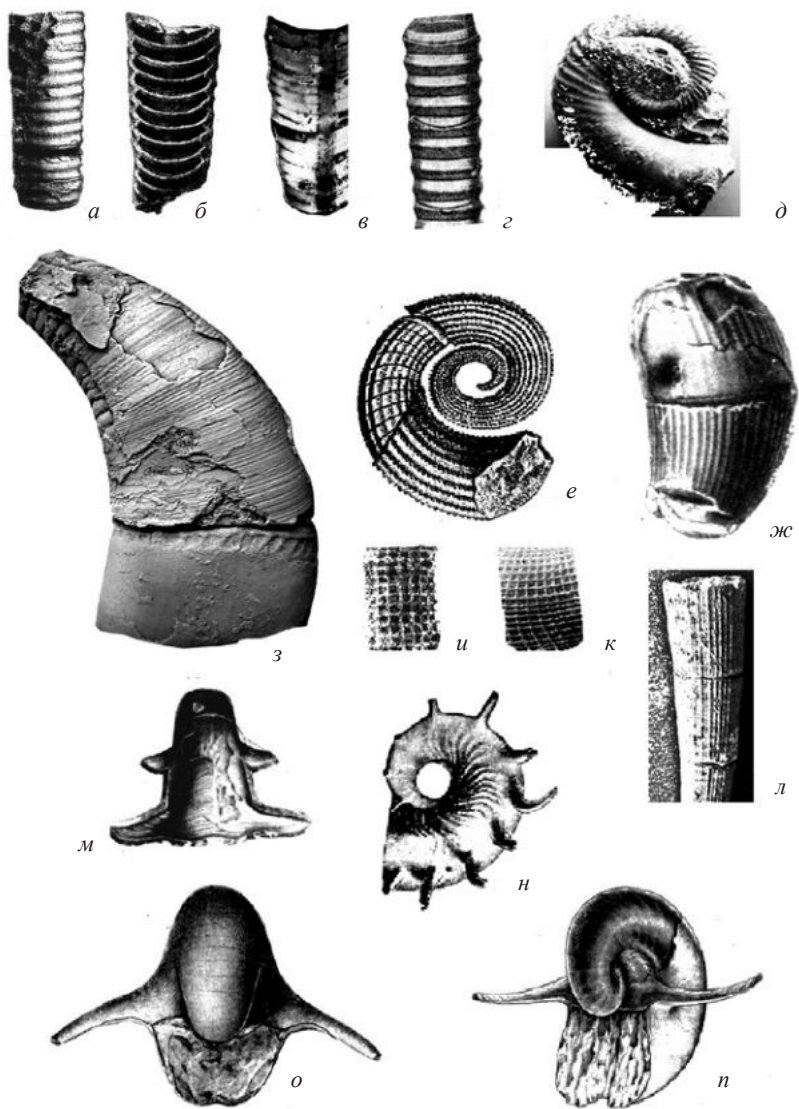


Рис. 1. *a-e* – поперечная скульптура: *a* – *Protocycloceras lamarcki*, отряд *Ellesmerocerida*, ранний ордовик; *б* – то же, продольный разрез; *в* – *Pseudeskimoceras sp.*, отряд *Pseudorthocerida*, средний ордовик; *г* – *Bohemites aculeatus*, отряд *Orthocerida*, поздний силур; *д* – *Peismoceras sp.*, отряд *Barrandocerida*, силур; *e* – *Eurizoceras sp.*, отряд *Oncocerida*, силур; *ж-и* – спиральная и продольная скульптура: *ж* – *Rinoceras sp.*, отряд *Nautilida*, ранний карбон; *з* – *Clathroceras sulcatum*, отряд *Oncocerida*, средний силур; *и* – *Kionoceras sp.*, отряд *Orthocerida*, силур; *к, л* – сетчатая скульптура: *к* – *Cedarvilleoceras porkunense*, отряд *Orthocerida*, силур; *л* – *Nautilus pompilius*, отряд *Nautilida*, современный, скульптура эмбриональной раковины; *м* – шипы: *Cooperoceras texanum*, отряд *Nautilida*, ранняя пермь; *н-п* – приустьевые отростки: *н* – *Ptenoceras alatun*, отряд *Nautilida*, ранний девон; *о* – *Perronautilus cornutus*, отряд *Nautilida*, средняя пермь; *п* – *Solenochilus springeri*, отряд *Nautilida*, средний карбон. Для всех фигур масштаб произвольный.

тонкие, но редкие поперечные ребрышки. На наружном слое кольчатость практически не выражена, а ребрышки расположены намного чаще. На внутреннем ядре отображаются только кольца.

Поперечная кольчатость и ребристость – самый распространенный тип скульптуры у всех позже возникших таксонов цефалопод, независимо от формы раковины (рис. 1,д).

Пропорции скульптурированных раковин в основных таксонах неаммоноидных цефалопод показаны на таблице (таблица 1).

Рассмотрение этой таблицы позволяет сделать следующие выводы.

Раковины древнейших представителей цефалопод – отряд *Plectronocerida* – не имели скульптуры. В ордовикских отрядах *Ellesmerocerida*, *Tarphycerida*, в силурийском *Ascocerida* представлена лишь поперечная скульптура. Этот тип скульптуры является наиболее распространенным и во всех других таксонах неаммоноидных цефалопод.

Представители родов с продольной, сетчатой скульптурой и более или менее выраженными буграми и шипами появляются у более «продвинутых» таксонов. Их количество крайне незначительно. Интерпретация приспособительных адаптаций этих типов скульптуры к внешней среде затруднительна или вообще невозможна. Продольные ребра у ортоцера-

Таблица 1. Пропорции родов неаммоноидных цефалопод с разными типами скульптуры.

Орнаментация Таксоны, возраст	Число родов	Попереч. ребра	Продоль- ная	Сетча- тая	Бугры шипы	Отрост- ки	Всего
<i>Plectronocerida Cm-O1</i>	30	-	-	-	-	-	0
<i>Ellesmerocerida Cm-O1</i>	60	15%	-	-	-	-	15%
<i>Tarphycerida O1-D</i>	40	50%	-	-	-	-	50%
<i>Endocerida O1-3</i>	80	5%	1 род	-	-	-	5%
<i>Discosorida O2-D</i>	70	4%	4%	-	-	-	8%
<i>Actinocerida O2-C2</i>	50	4%	2%	2%	-	-	8%
<i>Pseudorthocerida + Orthocerida O1-T</i>	130	28%	8%	1%	-	-	37%
<i>Oncocerida O2-C1</i>	155	8%	2%	6%	-	-	16%
<i>Ascocerida O3-S</i>	15	38%	-	-	-	-	38%
<i>Barrandeocerida O2-D</i>	55	52%	2,5%	2,5%	2%	-	59%
<i>Nautilid D-Q</i>	200	17%	8%	3%	8%	3%	39%
Всего	880	22,1%	2,5%	1,17%	0,9 %	0,27%	25%

коновых форм отрядов Orthocerida, Pseudorthocerida (рис. 1,л) можно было бы расценивать как приспособление к стабилизации животного в горизонтальном положении при движении, но ее присутствие у согнутых, и у форм с бочонковидной раковиной отряда Oncocerida (рис. 1,ж) нельзя объяснить такой адаптацией. Как и аналогичной (спиральной) скульптуры у свернутых раковин отряда Nautilida (рис. 1,е). Сетчатая (ретикулярная) скульптура (рис. 1,и, к) взрослых раковин свойственна единичным родам, весьма распространена в качестве скульптуры эмбриональных раковин у свернутых Nautilida на всем протяжении времени их существования вплоть до современности. Скульптура с шипами (рис. 1,н), как и полагал Руженцев (1961), могла служить в качестве защитного приспособления.

Скульптуру в виде приустьевых отростков, появившуюся независимо в разное время у нескольких родов отряда Nautilida (рис. 1,м–п), по-видимому, можно рассматривать как приспособление к стабилизации животного при движении, типа несущих плоскостей. Характерно, что эти скульптурные элементы могут появляться на последней стадии роста животного (рис. 1,о, п) и на нескольких стадиях онтогенеза (рис. 1,м).

Изменение количества родов со скульптурой среди неаммоноидных цефалопод по отдельным временным отрезкам палеозоя показано на таблице 2.

В целом, раковина каждого третьего-четвертого рода неаммоноидных цефалопод в палеозое обладала скульптурой того или иного типа. Среди них преобладали формы с поперечными кольцами и ребрами. Исключе-

Таблица 2. Соотношение родов неаммоноидных цефалопод со скульптурированной раковиной во времени.

Возраст	Всего родов	Родов со скульптурой Число родов/%	Поперечная Число родов/%	Продол. Число родов/%	Сетчатая Число родов/%	Бугры шипы Число родов/%	Отростки Число родов/%
O ₁	137	16 12%	16 100%				
O ₂₋₃	200	43 23%	37 86%	6 14%			
S ₁	35	9 25%	6 66%	3 34%			
S ₂₋₃	136	38 28%	29 84%	7 11%	2 5%		
D ₁	40	7 18%	3 43%	2 28%		1 14%	1 14%
D ₂₋₃	119	27 23%	12 44%	3 11%	3 11%	7 26%	2 7%
C ₁	67	21 31%	6 10%	11 52%	1 3%	2 6%	1 3%
C ₂₋₃	36	11 30%	6 54%	3 27%		1 13%	1 14%
P ₁	25	20 80%	10 50%	5 25%	1 5%	2 10%	2 10%
P ₂₋₃	25	9 36%	4 44%	1 11%	1 11%	3 34%	
Всего	820	203 25%	129 66%	41 20%	8 4%	16 8%	7 2%

нием является интервал раннего карбона, где более половины родов несли продольную скульптуру (в основном, это представители отряда Nautilida).

Другой необычный интервал – ранняя пермь. Здесь из 25 существовавших родов 20 (80%) имели раковину со скульптурой, половина из которых несла поперечные ребра.

Интересно отметить, что из примерно 60 родов наутилид, известных из мезозоя и кайнозоя, менее десяти обладали раковиной со скульптурой из тонких поперечных или косых ребрышек и продольных вентральных килей. Остальные гладкие.

ВЫВОДЫ

Самым первым типом скульптуры раковины неаммоидных цефалопод и таксоцена цефалопод в целом было независимое появление в раннем ордовике кольчатых ортоцераконовых и циртоцераконовых раковин в составе отрядов *Ellesmerocerida*, *Endocerida*, *Orthocerida*. **Появление кольчатости** имели очевидное адаптивное значение – это был один из простейших способов повышения плавучести фрагмокона, исходно обладавшего низкими камерами, за счет увеличения их объема при сохранении высоты камер. С развитием других способов повышения плавучести этот тип скульптуры утратил свое первичное функциональное значение и трансформировался в скульптуру поперечных и косых ребер и ребрышек различного строения. Поперечная скульптура на протяжении всей истории развития всех основных таксонов неаммоидных цефалопод была наиболее распространенной, составляя более половины всех существовавших родов со скульптурой. Для аммоидей, возникших от ребристых форм бактриоидей, она была исходным типом скульптуры раковины.

Другие типы скульптуры: продольная (спиральная у свернутых раковин), сетчатая (ретикулярная), с шипами и буграми появились позже поперечно-ребристой. Они характерны для более «продвинутых» таксонов и были относительно редкими, составляя менее 10% всех раковин со скульптурой. Присутствие этих типов скульптуры, как и более мелкой и разнообразной орнаментации и окраски (имеются свидетельства о наличии окраски у ископаемых наружнораковинных цефалопод), сложно объяснить простой адаптацией к условиям внешней среды или функционально. Представляется, что единственным эволюционным «смыслом» появления, существования и разнообразия таких «украшений» раковины (как и окраски) может быть различие животными особей своего вида («свой–чужой») для облегчения поиска партнера с целью продолжения рода. Таким образом, можно сказать, что это – функциональная красота.

Особое место занимает тип скульптуры в виде приустьевых отростков, который независимо появился на разных временных уровнях и в разных семействах отряда Nautilida. **Эти выросты, располагавшиеся у устья раковины горизонтально, при вертикальном положении устья и головы живот-**

ного могли служить в качестве стабилизирующих положение животного при интенсивном движении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках программы № 17 фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма 1 «Развитие жизненных и биосферных процессов»), проект «Перестройки морфологической и экологической структуры пелагических сообществ на критических рубежах фанерозоя», госбюджетной темы геологического факультета МГУ «Стратиграфическая и палеонтологическая характеристика фанерозойских и позднепротерозойских отложений России и сопредельных территорий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* 1999. Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // А.Ю. Розанов, А.А. Шевырев отв. ред. Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН. С. 53–61.
- Леонова Т.Б.* 2018. Формирование морфологического разнообразия палеозойских аммоноидей // Настоящий сборник.
- Руженцев В.Е.* 1962. Надотряд *Ammonoidea*. Аммоноидеи. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски – Головоногие. I. Изд-во АН СССР. С. 243–344.
- Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A. et al.* 2008. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic. *Paleontol. j. Suppl.* No. 11. P. 1168–1284.
- Barskov I.S.* 2017. Conch ornamentation in nonammonoid cephalopods: form and function // *Invertebrate zoology*. V. 14 (1). P. 2–7.
- Moore R.C.* (Ed.). 1964. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt K. Mollusca 3. Univ. Kansas press. 519 p.

The morphological diversity of the outer shell sculptures of paleozoic cephalopods. How did it appear and what does it mean?

I.S. Barskov

The initial appearance and the functional significance of external conch ornamentation in main orders nonammonoid cephalopods is discussed. The first type of ornamentation to appear was the annulated shell of some Early Ordovician Plectronocerida, Ellesmerocerida, Endocerida. Function of the ornamentation was to increase the buoyancy of the phragmocone. Later annulated conchs only appeared from the Middle Ordovician in all orthoceraconic, cyrtoceraconic, planospiral and heteromorph. Over time, the primary hydrostatic function of the annulations was apparently lost, while the buoyancy of the external conch remained to be the one of the most diverse ornamentation type. The original functional significance of longitudinal ornamentation in cyrtoceraconic and orthoceraconic and spiral ornamentation in coiled conch remains unclear. The lateral apertural flanges (lappets), present in some Devonian and late Paleozoic Nautilida probably served as directing planes/wings, which allowed the animal to maintain an oriented position while moving rapidly using its hyponome. The other sculptural types and minor conch ornamentation and colouring are very difficult or impossible to interpret functionally or adaptively. It can be proposed that their more likely evolutionary sense was the identification of same species (friend or foe) in order to find a partner for procreation & This type of ornamentation could be named as the functional beauty.

УДК 564.53:551.73

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Т.Б. Леонова

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

История формирования морфологического разнообразия палеозойских аммоноидей распадается на два крупных этапа: девонский и каменноугольно-пермский. Оно происходило по двум основным направлениям: изменение внешней морфологии раковины и изменение лопастной линии, признака, характерного только для этой группы. Практически все основные типы формы раковины и скульптуры появились на ранних стадиях эволюции подкласса (архаическое многообразие). Лопастная линия у древних форм была представлена почти всеми типами, известными для этой группы. Исключение составляют лишь сложно рассеченные лопастные линии «мезозойского типа», появившиеся в конце палеозойской эры. За время существования подкласса девонские морфотипы неоднократно появлялись в разных отрядах. Синильное (старческое) многообразие связано с расцветом экзотов в конце существования аммоноидей.

ВВЕДЕНИЕ

Морфологическая структура аммоноидей, появившихся в конце раннего девона, около 400 млн. лет назад и вымерших на границе мела и палеогена, определяется спирально свернутой раковинной, сложной лопастной линией и наличием протоконха. Раковина имела сложную конструкцию и состояла из жилой камеры (от 0.5 до 1.5 оборота) и многокамерного фрагмокона, разделенного сложно-изогнутыми перегородками. Камеры соединялись сифоном и представляли собой сложный гидростатический аппарат. Поскольку раковина постоянно надстраивалась вокруг протоконха, каждый последующий оборот сохранял определенную стадию индивидуального развития. Этот фактор с успехом используется для реконструкции морфогенеза групп различного систематического ранга.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Внешняя морфология. Для амmonoидей наиболее типична плоско-спиральная раковина с различными соотношениями высоты и ширины и разной степенью инволютности (объемлемости) оборотов. Самые первые представители подкласса (*Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Mimosphinctes*), появившиеся в конце раннего девона (середина эмского века), имели развернутые или неплотно свернутые спирали. Примечательно, что этот признак вновь появился в конце развития подкласса у мезозойских гетероморф (рис. 1, а, б). Вскоре после возникновения, к концу эмса, спиральная раковина стала плотно свернутой, плоскосимметричной (Богословский, 1969, 1971; Николаева, Богословский, 2005). На базе этой плоской спирали образова-

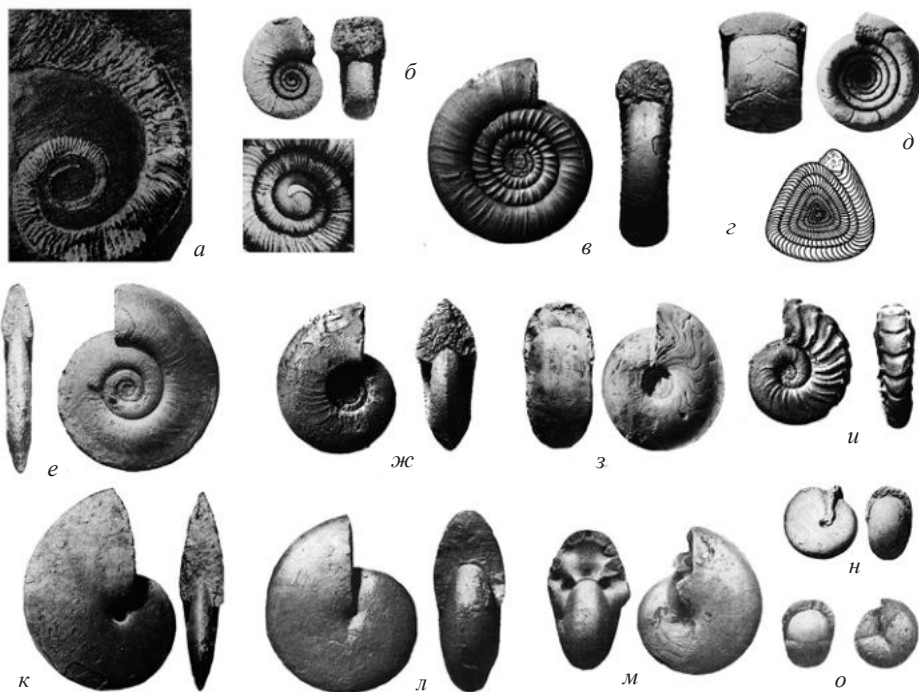


Рис. 1. Форма раковины девонских амmonoидей: а – *Agoniatitina*, *Anetoceras arduennense* (Steininger), D₁, эмс; б – *Agoniatitina*, *Mimagoniatites obesus* Erben, D₂, эйфель, первые обороты с протоконхом даны с увеличением; в – *Clymeiina*, *Platyclymenia annulata richteri* Wedekind, D₃, фамен; г – *Gonioclymeiina*, *Soliclymenia paradoxa* (Munster), D₃, фамен; д – *Anarcestina*, *Cabrieroceras rouvillei* (Koenen), D₂, живет; е – *Gephuroceratina*, *Ponticeras tschernyschevi* (Hopzapfel), D₃, фран; ж – *Clymeiina*, *Rectoclymenia lirata* Nikolaeva et Bogoslovsky, D₃, фамен; з – *Anarcestina*, *Werneroceras altaicum* Bogoslovsky, D₂, эйфель; и – *Clymeiina*, *Pricella tuberculata* (Kind), D₃, фамен; к – *Gephuroceratina*, *Carinoceras menneri* G. Ljaschenko, D₃, фран; л – *Tornoceratina*, *Sporadoceras semiflexum* Schindewolf, D₃, фамен; м – *Sporadoceras posthumum* Wedekind, D₃, фамен; н – *Prionoceras sulcatum* (Münster), D₃, фамен; о – *Anarcestina*, *Prolobites delphinus* (Sandberger et Sandberger), D₃, фамен. Источники иллюстраций: Богословский, 1969, 1971, 1981; Руженцев, 1960; Николаева, Богословский, 2005.

лись раковины всех известных типов. У представителей девонских отрядов *Anarcestida* (подотряды *Agoniatitina*, *Auguritina*, *Anarcestina*, *Gephuroceratina*, *Timanoceratina*), *Tornoceratida* (подотряд *Tornoceratina*) и *Clymeniida* (подотряды *Gonioclymeniina* и *Clymeniina*) наблюдаются раковины всех известных типов. По объемности оборотов – от совершенно эволютных до гиперинволютных, по соотношению высоты и ширины оборота – офиоконовые (рис. 1,б), платиконовые (рис. 1,е), дискоконовые (рис. 1,л), пахиконовые (рис. 1,з), кадиконовые (рис. 1,д) и сфероконовые (рис. 1,о), с умбиликом от закрытого до очень широкого (рис. 1,в–о) (терминология по: Руженцев, Богословская, 1971). Вентральная сторона могла быть приостренной или килеватой (рис. 1,ж, к), боковые стороны – плоскими (рис. 1,е, к) или выпуклыми (рис. 1,м–о). Кроме «правильных» спиралей также присутствовали раковины с «неправильным» треугольным навиванием и линзовидные (рис. 1,з). Это значит, что за всю последующую историю существования подкласса не образовалось ни одного принципиально нового морфотипа раковины. Исключение составляют лишь гетероморфы с клубковидными и прочими экзотическими раковинами. Таким образом, в течение чрезвычайно короткого времени (в геологических масштабах) от единственного морфотипа полуразвернутых раковин с несоприкасающимися изометричными оборотами произошли все известные типы формы раковины этой обширной группы цефалопод (рис. 2).

Раковины аммоноидей были либо гладкими, либо в той или иной мере скульптурированными. Основные, «базовые» типы орнаментации: поперечная, продольная и сетчатая. История формирования скульптуры неаммоноидных цефалопод рассмотрена И.С. Барсковым (Barskov, 2017; Барсков, 2018). У аммоноидей, как и у других головоногих, сначала появилась по-

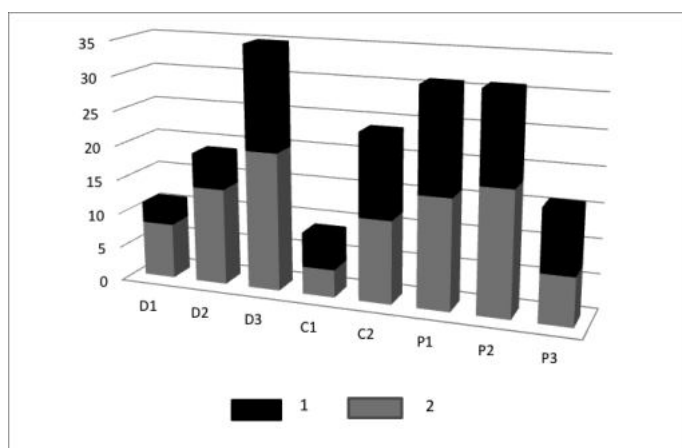


Рис. 2. Динамика изменения разнообразия палеозойских аммоноидей по форме раковины и лопастным линиям. Условные обозначения: 1 – морфотипы формы раковины; 2 – морфотипы лопастных линий.

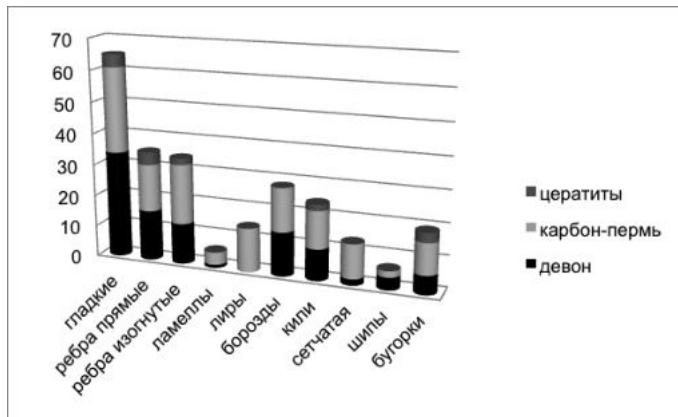


Рис. 3. График распределения основных типов скульптуры по группам палеозойских аммоноидей.

перечная скульптура. Древнейшие формы (роды *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Mimosphinctes*) имели поперечно-ребристую раковину, по-видимому, унаследованную от предков, бактритов. Простые поперечные ребра в короткое время приобрели множество разновидностей: они могли быть тонкими и грубыми, плоскими и выпуклыми, длинными и короткими, прямыми и изогнутыми. Также появились и дихотомирующие, ветвящиеся ребра, «пучки» ребер. Почти тогда же, в самом начале существования подкласса (конец эмса) появились аммоноидеи с гладкими раковинами (род *Taskanites*). Вскоре после появления этот морфотип стал одним из самых распространенных. Из 41 семейства девонских аммоноидей представители 40 имели поперечную скульптуру, а 34 имели гладкую раковину. Среди представителей одного семейства часто присутствовали таксоны с разными типами скульптуры.

Преобладание этих двух морфотипов сохранилось и в дальнейшей истории подкласса. Анализ 63 каменноугольно-пермских семейств также показывает, что именно эти два типа орнаментации (гладкая и поперечно-ребристая) наиболее часто встречаются и у представителей отрядов гонититов, пролеканитов и цератитов (рис. 3). У первых двух они составляли 27 (гладкие) и 38 семейств (с поперечной скульптурой), а у цератитов четыре и шесть соответственно. Весьма скромные цифры для цератитов обусловлены тем, что в конце палеозоя только что появившийся отряд *Ceratitida* (преимущественно мезозойский) насчитывал всего шесть семейств. Варианты сочетания формы раковины и типичных морфотипов скульптуры могли быть самыми разнообразными: гладкие раковины офиоконовой, кадиконовой, пахиконовой и оксиконовой формы и т. д. (рис. 4, *a-d*); эволютные раковины с короткими ребрами в умбиликальной зоне или инволютные – с длинными ребрами, раковины любой формы с выпуклыми

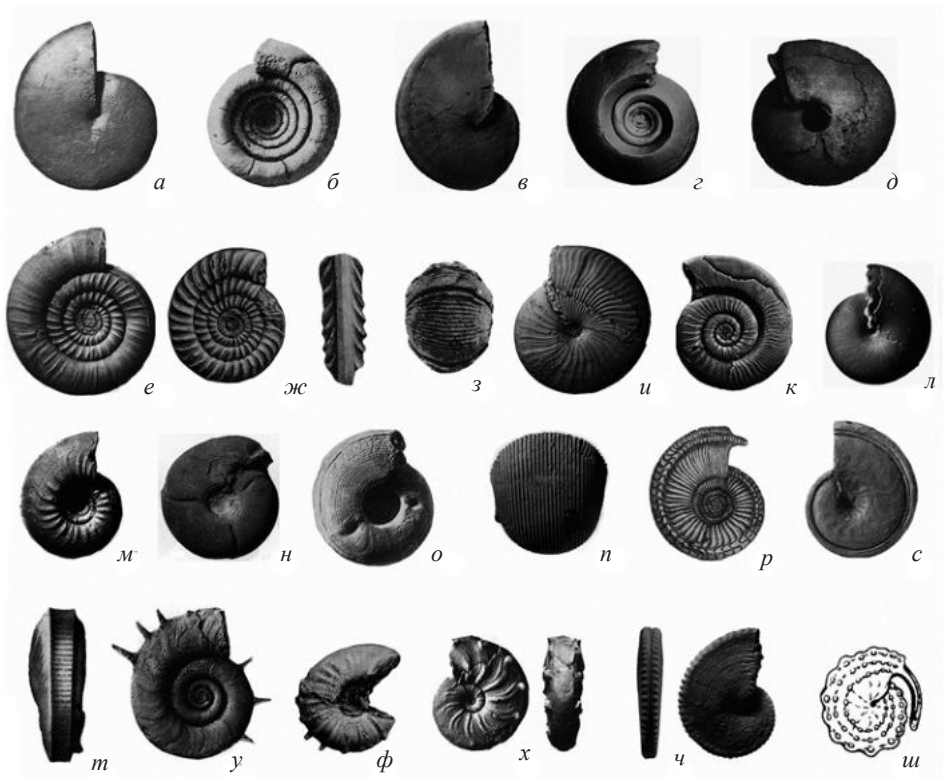


Рис. 4. Скульптура палеозойских аммоноидей. Гладкие раковины: *a* – Tornoceratina, *Sporadoceras semiflexum* Schindewolf, D₃, фамен; *b* – Anarcestina, *Cabrioceras rouvillei* (Koenen), D₂, живет; *в* – Medicottiina, *Parasicanites meridionalis* Leonova, P₁, кунгур; *г* – Goniatitina, *Juresanites karakhorum* Ruzhencev, P₁, сакмара; *д* – *Cyclolobina*, *Waagenoceras mojsisovicsi* Gemmellaro, P₂, ворд. Поперечная скульптура: *e* – Clymeiina, ***Platyclymenia anulata richteri*** Wedekind, D₃, фамен; *ж* – Goniatitina, *Anatsabites multiliratus* (Plummer et Scott), P₂, ворд; *з* – *Changhsingoceras meishanense* Chao et Liang, P₃, чансин; *и* – *Pamiroroprocera meridionale* Leonova, P₁, кунгур; *к* – Paraceltitina, *Paracelmites elegans* Girty, P₂, роуд; *л* – *Almites invariabilis* Ruzhencev, P₁, арти. Сетчатая скульптура и продольная: *м* – Clymeiina, *Rectoclymenia lyrata* Nikolaeva et Bogoslovsky, D₃, фамен; *н* – Adrianitina, *Adrianites elegans* Gemmellaro, P₂, ворд; *о* – Goniatitina, *Ferganoceras elegans* Librovitch, C₁, визе; *п* – *Adrianitina*, *Epadrianites timorensis* (Boehm), P₂, амарассий. Экзотическая скульптура: *р* – Goniatitina, *Entogonites grimmeri* (Kittl), C₁; *с* – Goniatitina, *Aristoceras chkalovi* Ruzhencev, C₃, гжель; *т* – Medicottiina, *Episagoceras noetlingi* Haniel, P₂, амарассий; *у* – Clymeiina, ***Spinoclymenia aculeata*** Bogoslovsky, D₃, фамен; *ф* – Adrianitina, *Pseudagathiceras spinosum* Miller, P₂, ворд; *х* – Clymeiina, *Pricella tuberculata* (Kind), D₃, фамен; *ч* – Medicottiina, *Synartinskia principalis* Ruzhencev, P₁, сакмара; *ш* – Tornoceratina, *Elephantoceras nodosum* Zhao et Zheng, P₂, роуд. Источники иллюстраций: Богословский, 1969, 1971; Руженцев, 1960; Николаева, Богословский, 2005; Leonova, 2002; Furnish et al., 2009.

дихотомирующими или ветвящимися ребрами, образующими пучки или гребни (рис. 4, *e–к*). Второй элемент поперечной скульптуры – ламеллы (налегающие друг на друга уплощенные тонкие пластины) известны у ограниченного числа представителей нескольких подотрядов, они наиболее ха-

рактерны для каменноугольно-пермского подотряда *Cyclolobina* (рис. 4,л).

Продольная орнаментация была распространена у палеозойских аммоноидей не столь широко. Кили и продольные борозды на вентральной стороне и вентро-латеральном перегибе (рис. 4,р–т) известны с начала среднего девона (род *Parentites*, низы эйфеля). А лиры, наиболее типичный элемент продольной скульптуры, появились в качестве самостоятельного морфотипа в раннем карбоне (подотряд *Goniatitina*, сем. *Goniatitidae*). Есть указания (Богословский, 1971, 1981), что у двух позднедевонских (фаменских) родов наблюдались слабые продольные элементы, но они сопровождались поперечными, образуя сетчатую скульптуру. Нужно отметить, что лиры не столь разнообразны, как поперечные ребра, они различаются по ширине, выпуклости, а также по величине промежутков между ними (рис. 4,о–п). У палеозойских цератитов лиратной скульптуры не наблюдалось.

Еще один из видов «базовой» скульптуры – сетчатая. Она была достаточно широко распространена у палеозойских форм, отличаясь степенью интенсивности продольных или поперечных элементов, (рис. 4,м–н). Как уже упоминалось, впервые этот тип появился в конце девона у одного рода *Tornoceratida* (*Sporadoceras*) и у одного рода *Clymeniida* (*Rectoclymenia*). Сетчатый морфотип наиболее характерен для представителей каменноугольных *Goniatitina* (сем. **Cravenoceratidae**, **Neoglyphioceratidae**, **Reticuloceratidae**, **Gastrioceratidae**, **Rhymmoceratidae** и др.) и пермских *Adrianitina* (*Adrianitidae*). На сегодняшний день не известно палеозойских цератитов с сетчатой скульптурой.

У ряда таксонов наблюдаются «экзотические» типы скульптуры, представленные сочетаниями самых разнородных и часто гипертрофированных элементов: шипами разной формы и величины (рис. 4,у–ф), поперечными валиками с продольными ребрышками, шипиками, бугорками различных размеров и формы (рис. 4,х–ш). Максимальный расцвет подобных экзотов обычно совпадает с конечным этапом развития таксона. Для палеозойских форм – это представители подотрядов *Clymeniina* в конце фамена, некоторые *Goniatitina* в конце раннего карбона, *Pseudohaloritina* во второй половине перми (конце палеозойской эры). В целом для подкласса максимальное разнообразие «экзотов» и гетероморф приходится на конец мезозоя, эпоху заката группы (Shevyrev, 2005).

Как следует из приведенных выше примеров, основная часть морфотипов раковины и скульптуры появилась на ранних стадиях существования подкласса, еще раз подтверждая справедливость гипотезы архаического многообразия. Впервые появившись в девоне, эти морфотипы неоднократно повторялись в том или ином виде в самых разных группах (Леонова, 2016).

Лопастная линия. Наиболее специфичный признак аммоноидей – сложная лопастная линия. У палеозойских аммоноидей лопастные линии отличаются очень малой изменчивостью внутри каждого таксона и служат

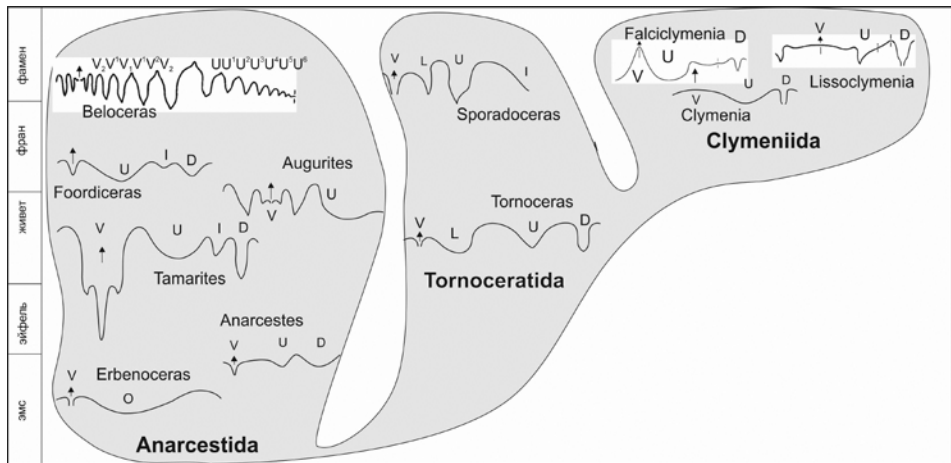


Рис. 5. Морфогенез лопастных линий девонских аммоноидей.

важнейшим диагностическим признаком. Тип лопастной линии определяется по строению примасуры, сформированной выходящей из яйца личинкой, и нескольких следующих за ней перегородок. Порядок заложения лопастей и общий план строения лопастной линии характеризует группы отрядного и ранга, более мелкие детали – семейства, роды и виды. Формирование сложно изогнутой перегородки и рассеченной лопастной линии является основным звеном в эволюции аммоноидей (Руженцев, 1960). Функциональное значение этого процесса, главным образом, состояло в оптимизации работы гидростатического аппарата (Барсков, 1999; Barskov et al., 2008). В палеозое сформировались почти все морфотипы лопастной линии, соотношение их разнообразия с разнообразием формы раковины показано на рис. 2. График показывает, что число морфотипов лопастных линий превышает разнообразие формы.

Древнейшие представители подкласса (эмский ярус, конец раннего девона) обладали простейшей, двухлопастной линией, унаследованной от бактригов с формулой VO (вентральная и омнилатеральная, или «всебоковая», лопасти). В качестве примера могут быть названы древнейшие роды *Anetoceras*, *Erbenoceras* и др. (отр. Anarcestida, сем. Anetoceratidae) (рис. 5). Затем появилась дорсальная лопасть (VO:D, конец эмского века), омнилатеральная лопасть была замещена умбиликальной (U) (VU:D, рубеж раннего и среднего девона) (рис. 5). В живете (средний девон) произошло образование внутренней боковой лопасти (I) (VU:ID). В отряде Tornoceratida также в среднем девоне впервые появилась наружная боковая лопасть (L), (VLU:D) (род *Tornoceras* и др.). В позднем девоне (фамен) среди торноцератид возникли пятилопастные (VLU:ID) Sporadoceratidae (рис. 5). Все последующие модификации лопастной линии произошли на основе этих

пяти основных лопастей, их соотношение определяет современную систему подкласса аммоноидей (Leonova, 2017).

Среди Anarcestida (ранний девон (эмс) – конец девона) практически можно найти все разнообразие типов строения края перегородки (лопастных линий), встречающихся у палеозойских аммоноидей (рис. 5). Несмотря на то, что в девоне наблюдается действительно архаическое многообразие линий в разных, часто немногочисленных и коротко существовавших группах, не все типы лопастных линий появились в близком интервале времени. Некоторые из девонских морфотипов больше никогда не возникали ни в одном таксоне аммоноидей. Это и очень простые – трехлопастные и многолопастные линии, со сложными вентральными и многочисленными умбиликальными лопастями. «Цератитовых» и «аммонитовых» линий у древнейших представителей подкласса не обнаружено. Морфотипы с зубчатыми и многолепестковыми лопастями, по-видимому, явились продуктом длительной эволюции, первые из них появились в конце карбона, но более широкое распространение получили в перми, в самом конце палеозойской эры.

Представители отряда Clymeniida существовали очень недолго, в течение одного фаменского века. Они резко отличались от всех остальных аммоноидей. Вместо вентральной лопасти у них образовалось вентральное седло (рис. 5), что было связано с дорсальным, а не вентральным, как у большинства групп, положением сифона. После вспышки «архаического разнообразия» девонских аммоноидей, относимых к отрядам Anarcestida с пятью подотрядами и Clymeniida с двумя подотрядами (Шевырев, 2006), произошел серьезный биотический кризис, и практически все девонские группы вымерли. Границу карбона перешли единичные Tornoceratida с простой вентральной лопастью, от которых произошли новые крупные таксоны аммоноидей.

В самом начале карбона кардинально изменилась как таксономическая, так и морфологическая структура таксоцена аммоноидей. В это время появилось два новых отряда Goniatitida и Prolecanitida, которые составили основное разнообразие аммоноидей в течение двух последних эпох палеозоя. Goniatitida в целом характеризовались двуветвистой вентральной лопастью, а у Prolecanitida эта лопасть была узкой, глубокой, трехраздельной.

Отряд Prolecanitida ранее включался в состав девонского отряда Agoniatitida (Руженцев, 1960; Богословский, 1969 и др.), поскольку считалось, что его исходная лопастная линия состоит из трех лопастей VU:D. Исследования последних десятилетий (Леонова, Воронов, 1989; Korn et al., 2002) показали, что у пролеканитид формировалась как трехлопастная (VU:D), так и четырехлопастная (VU:ID), а в некоторых случаях – даже пятилопастная (VLU:ID) линия. Отряд четко делится на две морфологических группы. Одна из них оставалась чрезвычайно консервативной (подотряд Prolecanitina) с относительно широкой вентральной и немногочисленными боковыми

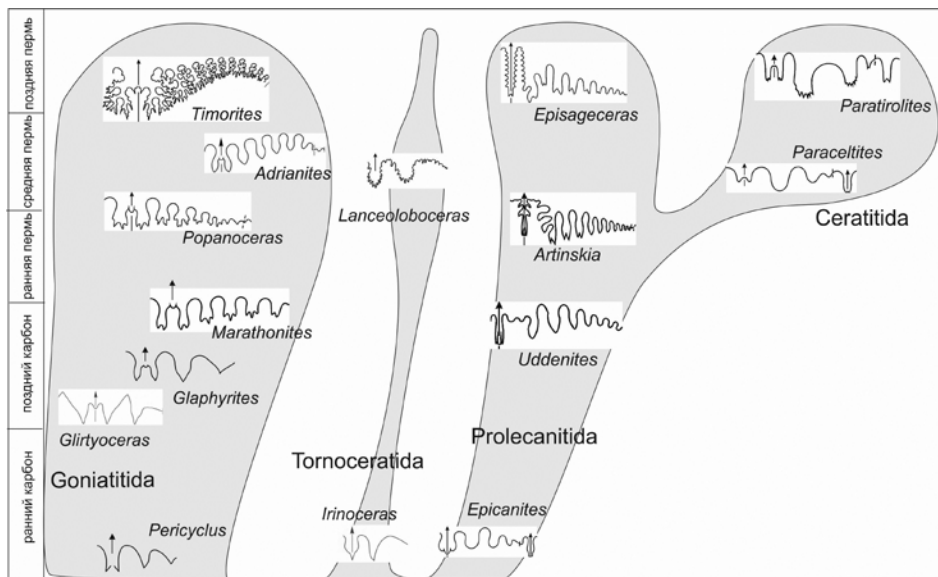


Рис. 6. Морфогенез лопастных линий каменноугольно-пермских аммоноидей.

и умбиликальными лопастями. Вторая группа прогрессивно развивалась (подотряд *Medlicottiina*). Основным звеном развития в этом подотряде стало усложнение наружного седла и увеличение числа лопастей на боковой стороне до 20, сопровождаемое их углублением и рассечением (рис. 6). По-видимому, первая неспециализированная ветвь пролеканитид дала начало мезозойскому отряду *Ceratitida* на границе ранней и средней перми.

В составе самого многочисленного каменноугольно-пермского отряда *Goniatitida* (турне–чансин) выделяется три группы (в ранге подотряда) на основе принципиальных различий в развитии первичных боковой (L) и умбиликальной (U) лопастей: *Goniatitina*, *Adrianitina* и *Cyclolobina* (Leo-nova, 2002). У *Goniatitina* общее число лопастей вокруг оборота оставалось равным восьми (за редким исключением) почти на всем протяжении их истории. У подавляющего большинства гониатитин усложнение лопастной линии достигалось путем изменения ширины и глубины основных лопастей, значительно реже – образования зубцов и выступов на основных лопастях, почти без формирования новых элементов. Как правило, лопасти и седла оставались цельнокрайними (рис. 6). Следует отметить, что во всех группах аммоноидей приумбиликальный отрезок лопастной линии обладал максимальной пластичностью.

Подотряд *Adrianitina* (поздний карбон, касимов – средняя пермь, кэпитен) характеризуется сложной лопастной линией, формирование которой происходило очень специфическим способом: новые умбиликальные лопа-

сти образовывались в вершине умбиликального седла и поочередно смещались сначала на внутреннюю и затем на наружную стороны раковины. Число лопастей в разных таксонах могло меняться в широких пределах, но при этом все лопасти оставались цельнокрайними (рис. 6). Эта группа обособилась от гониатитин к началу позднего карбона, но основного разнообразия она достигла в перми, где развилось несколько ветвей адрианитид, характеризующихся разными тенденциями развития (Леонова, Бойко, 2015).

Самые продвинутые из гониатитид, *Cyclolobina* (поздний карбон, гжель – конец перми, чансин) достигли максимальной сложности лопастной линии. Она характеризуется первично трехчленным делением боковой лопасти $L \rightarrow (L_2L_1L_2) \rightarrow L_2L_1L_2$, а у ряда групп и дальнейшим делением третьей наружной боковой лопасти. Внутренняя боковая (I) и умбиликальная (U) лопасти в разных надсемействах также подвергались трех- или двучленному делению, причем в различных ветвях эти преобразования происходили по-разному. Кроме этого, во всех группах отмечается образование многочисленных зубцов и лепестков на лопастях и седлах (рис. 6). Этот подотряд включает надсемейства с наиболее сложными лопастными линиями: *Cycloloboidea* (общее число лопастей в лопастной линии достигало 60), *Shumarditoidea*, *Marathonitoidea*, *Popanoceratoidea*.

В начале средней перми (роуд) появились первые представители мезозойского отряда *Ceratitida*. Наиболее вероятной представляется гипотеза, связывающая их происхождение с *Prolecanitina*. Для цератитов характерно развитие от трехлопастной (у пермских *Paraceltitina*) примасуры $VU:D$ к пятилопастной $VLU:ID$, далее в онтогенезе происходит потеря умбиликальной лопасти ($VL:ID$), а на более поздних стадиях появляется дополнительная внутренняя лопасть $(V_1V_1)LII^1:(D_1D_1)$. Второй пермский подотряд *Otoceratina* характеризуется четырехлопастной примасурой $VL:ID$. Дальнейшее усложнение которой происходит за счет образования новых умбиликальных лопастей $(V_1V_1)LU^1U^2:II(D_1D_1)$ (рис. 6). Такой способ усложнения лопастной линии кардинально отличает *Ceratitida* от *Prolecanitida* и *Goniatitida*.

В каждом из рассмотренных «стволов» наблюдается множество не столь кардинальных и часто параллельных изменений различных элементов лопастной линии (число и форма лопастей и седел, степень их расчлененности). Эти признаки обычно учитываются при классификации таксонов более низкого ранга: семейств, родов и видов. Изучение лопастных линий дает широкие возможности моделирования разнообразных направлений и механизмов морфогенеза: параллельного развития (синхронного и асинхронного), гетерохроний, рекапитуляции, педоморфоза, возникновение мозаичных форм (Леонова, 2015, 2016). Сочетание их с различными трендами развития скульптуры и формы раковины дают богатейший материал для эволюционных построений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, формирование морфологического разнообразия аммоноидей привело к возникновению всех известных морфотипов формы раковины и скульптуры уже в девоне. Разнообразие морфотипов лопастных линий к концу этой эпохи было максимальным для всех аммоноидей. В дальнейшей истории аммоноидей «девонские» морфотипы неоднократно появлялись в самых разных отрядах. В конце существования каждой крупной группы, как правило, появлялись многочисленные морфотипы, демонстрирующие крайнее выражение основных признаков, так называемые «экзоты». Наиболее ярко синильное, или старческое, многообразие связано с расцветом подобных форм в конце существования подкласса аммоноидей в конце мела.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований № 17 Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов», подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* 1999. Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // Отв. ред. А.Ю. Розанов, А.А. Шевырев. Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН. С. 53–61.
- Барсков И.С.* 2018. Морфологическое разнообразие скульптуры наружной раковины палеозойских цефалопод. Как появилось и что значит? Настоящий сборник.
- Богословский Б.И.* 1969. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. М.: Наука. Тр. ПИН АН СССР. Т. 124. 341 с.
- Богословский Б.И.* 1971. Девонские аммоноидеи. II. Гониатиты. М.: Наука. Тр. ПИН АН СССР. Т. 127. 228 с.
- Богословский Б.И.* 1981. Девонские аммоноидеи. III. Климении. М.: Наука. Тр. ПИН АН СССР. Т. 191. 123 с.
- Леонова Т.Б.* 2016. Основные направления эволюции пермских аммоноидей // Палеонтол. журн. № 2. С. 26–36.
- Леонова Т.Б., Бойко М.С.* 2015. Филогенез позднепалеозойского надсемейства аммоноидей *Adrianitoidea* Schindewolf, 1931 // Палеонтол. журн. № 6. С. 26–37
- Леонова Т.Б., Воронов А.В.* 1989. Онтогенетическое развитие лопастной линии раннепермского рода аммоноидей *Synartinskia* // Палеонтол. журн. № 1. С. 113–116.
- Николаева С.В., Богословский Б.И.* 2005. Девонские аммоноидеи. IV. Климении (подотряд *Clumeniina*). М.: Наука. (Тр. ПИН РАН. Т. 287). 220 с.
- Руженцев В.Е.* 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Наука. Тр. ПИН АН СССР. Т. 33. 331 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* 1971. Намюрский этап в эволюции аммоноидей.

Раннеамюрские аммоидеи. М.: Наука. Тр. ПИН АН СССР. Т. 133. 382 с.

- Шевырев А.А.* 2006. Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактриоидей и аммоидей // Палеонтол. журн. № 2. С. 34–46.
- Barskov I.S.* 2017. Conch ornamentation in nonammonoid cephalopods: form and function // *Invertebrate zool.* V. 14 (1). P. 2–7.
- Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A.* et al. 2008. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic. *Paleontol. j. Suppl.* No. 11. P. 1168–1284.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* 2009. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L: Mollusca 4, revised. V. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. P.A. Seldon. Lawrence: Geol. soc. am. univ. Kansas press. P. 1–258.
- Korn D., Ebbighausen V., Bockwinkel J., Klug C.* 2003. The A-mode sutural ontogeny in Prolecanitid ammonoids // *Palaeontology.* V. 46. Pt 6. P. 1123–1132.
- Leonova T.B.* 2002. Permian ammonoids: classification and phylogeny // *Paleontol. j.* V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.
- Leonova T.B.* 2015. Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids // *Paleontol. j.* V. 49. No 14. P. 1616–1623.
- Leonova T.B.* 2016. Normal range and variation in the ontogeny of the Late Paleozoic ammonoid family Marathontidae // *Paleontol. j.* V. 50. No 14. P. 1579–1586.
- Leonova T.B.* 2017. Evolution of Palaeozoic ammonoid sutures // *Invertebrate zool.* V. 14 (1). P. 27–31.
- Shevyrev A.A.* 2005. Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a review // *Paleontol. j.* V. 39. Suppl. 5. P. S614–S628.

Formation of the Paleozoic ammonoids morphological diversity

T.B. Leonova

The history of Paleozoic ammonoids diversity can be subdivided into two large stages: Devonian and Carboniferous-Permian. There were two major evolutionary pathways: changes in the external shell morphology and changes in the suture, the character observed only in cephalopods. Almost all major shell types and ornamentation appeared at the early stages of the evolution of the subclass Ammonoidea (archaic diversity). The suture in ancient taxa in this group was represented by virtually all the known types, characteristic for the group. Exception are the complexly dissected suture lines of the “Mesozoic type” that appeared only at the end of the Palaeozoic. During the time of the subclass existence, Devonian morphotypes recurrently appeared in different orders. The senile diversity is associated with the diversification of exotic taxa at the end of the Ammonoidea evolution.

УДК 567.433:591.471.31

**ФОРМООБРАЗОВАНИЕ НАРУЖНОГО СКЕЛЕТА
У ДРЕВНИХ ПОЗВОНОЧНЫХ (OSTEOSTRACI, AGNATHA):
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ
И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ**

О.Б. Афанасьева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
oafan@paleo.ru

С учетом новых данных сделан краткий обзор по особенностям строения и закономерностям формообразования наружного скелета одной из древнейших групп позвоночных, viz., – костнопанцирным бесчелюстным (Osteostraci, Agnatha).

Остеостраки (костнопанцирные) – группа ископаемых бесчелюстных позвоночных, существовавшая с раннего силура до позднего девона, и обладавшая хорошо развитым наружным скелетом (панцирем). Твердые наружные покровы остеостраков представлены уплощенным дорсовентрально щитом, покрывающим головной и грудной отделы, и чешуями подвижной части туловища (рис. 1).

История изучения остеостраков насчитывает более полутора веков и тесно связана с изучением их твердых покровов. Значительная часть информации по экзоскелету ранних остеостраков получена при исследовании ископаемых материалов из силура Эстонии, прежде всего о. Сааремаа, хорошая сохранность которых позволяет изучать тонкое строение наружного скелета (Pander, 1856; Denison, 1947, 1951a, b; Gross, 1961, 1968; Janvier, 1985; Мярсс, 1986; Афанасьева, 1991, 1996, 2004; Afanassieva, 1995, 2004b, 2014; Афанасьева, Мярсс, 1997, 2014; **Märss, Afanassieva, Blom, 2014**). **Значительный** вклад в исследования гистохарактеристик экзоскелета этой группы внесли шведские палеоихтологи, монографически описавшие остеостраков из палеозоя Норвегии (Шпицберген) и Великобритании (Stensiö, 1927, 1932; Wängsjö, 1952). В последние десятилетия нами получена уникальная информация по структуре твердых наружных покровов новых таксонов остеостраков, прежде всего, из силурийских и девонских отложений ар-

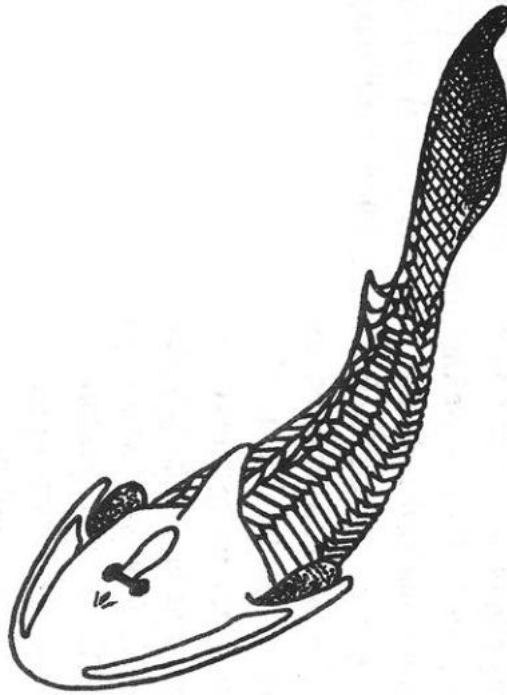


Рис. 1. Схематическая реконструкция цефаласпис-подобного остеоострака (по: Afanassieva, 1992, с изменениями).

хипелага Северная Земля и Северного Тимана (Афанасьева, 2011, 2016; Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998, 2013; Afanassieva, 1999, 2004a, 2014; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009).

Головотуловищный щит костнопанцирных бесчелюстных складывается из более или менее слитных пластинок (тессер), при этом пластинки могут быть хорошо различимы на поверхности щита (тессерированный щит) или он более или менее слитный (консолидированный щит). Форма головотуловищного щита остеоостраков разнообразна: щит может быть овальным, полукруглым или он имеет различную конфигурацию за счет выростов в передней и боковых частях – роострума, парных переднебоковых отростков или рогов (согпа). Задняя часть щита обычно несет более или менее развитый дорсомедиальный гребень. Размеры щита могут значительно различаться: длина щита составляет от одного сантиметра у трематаспидных остеоостраков до нескольких десятков сантиметров у бенневиаспидид и эскуминаспидид.

Скульптура экзоскелета костнопанцирных бесчелюстных чрезвычайно разнообразна, описаны бугорки и валики различной формы и размера,

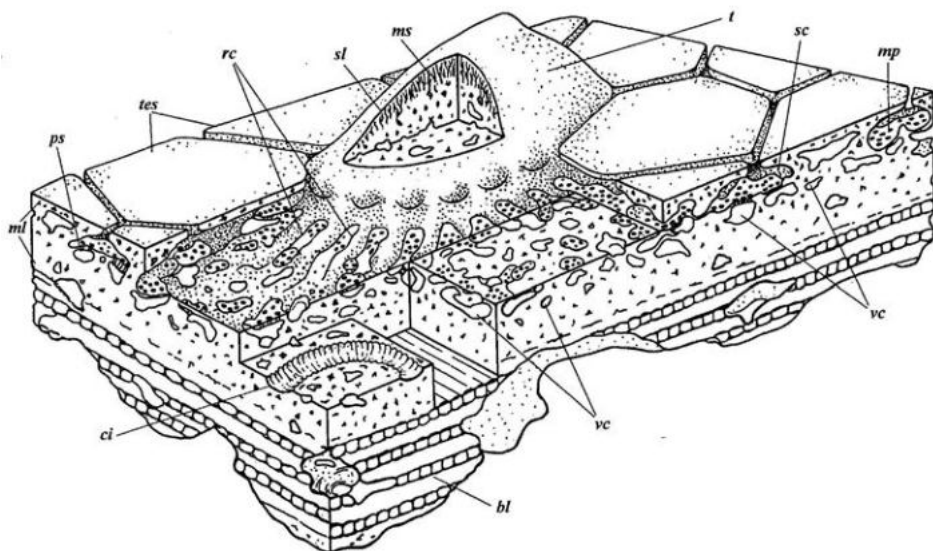


Рис. 2. Трехмерная схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита *Dartmuthia gemmifera*. Условные обозначения: *bl* – базальный слой; *ci* – круговой канал под бугорком; *ml* – средний слой; *mp* – микроотверстия перфорированной септы; *ms* – мезодентин; *ps* – перфорированная септа; *rc* – радиальные каналы; *sc* – сенсорный или слизевой канал; *sl* – поверхностный слой; *t* – бугорок; *tes* – тессеры; *vc* – сосудистые каналы (Афанасьева, 2004).

сети и сглаженные поверхности, пронизанные разноразмерными порами (обзор см. Афанасьева, 2004; Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Выявлено, что указанные твердые структуры могли образовываться как первично, так и вторично, по мере формирования панциря, при этом, вопреки мнению предшественников, полагающему чрезвычайную редкость этого феномена у костнопанцирных (Wängsjö, 1952), нами предположено его ординарное присутствие в ряде филетических линий остеоостраков (Afanassieva, 2014). В экзоскелете остеоостраков представлены три слоя тканей, характерные для позвоночных: средний губчатый, базальный ламеллярный (костные) и поверхностный (дентиновый), имеющие различную степень развития у разных таксонов (рис. 2). В среднем слое у остеоостраков с хорошо развитым экзоскелетом, расположена сеть полигональных каналов, образующих регулярные ячейки и напрямую связанных с системой каналов боковой линии, а также размещена развитая сеть сосудистых каналов. Исследования тонкого строения и гистологии наружных и внутренних структур экзоскелета у разных форм остеоостраков, в том числе вновь описанных, выявили большое разнообразие в его строении (Afanassieva, 1995, 2014; Afanassieva,

Karatajūtė-Talimaa, 2009; Märss, Afanassieva, Blom, 2014 и др.). Было установлено, что это разнообразие достигалось за счет различной степени развития слагающих его слоев и комбинации альтернативных признаков, характеризующих экзоскелет (наличие/отсутствие поровых полей, радиальных каналов, сенсорных пор экзоскелета и др.) (Afanassieva, 2014).

Остеостраки до недавнего времени оставались единственной крупной группой позвоночных, у которой не описаны способы оссификации дермального скелета, так как не были обнаружены ископаемые остатки ювенильных особей с сохранившимся экзоскелетом (Greeniaus, Wilson, 2003). В 2008 году впервые были получены данные по хорошо сохранившимся ювенильным экземплярам *Superciliaspis gabrielsei* из нижнего девона Канады, позволившие определить модель развития дермального скелета в онтогенезе у остеостраков с тессерированным щитом (Hawthorn, Wilson, Falkenberg, 2008). Новая информация, связанная с обнаружением и описанием таксонов с хорошо сохранившимся экзоскелетом (Афанасьева, 2011; Afanassieva, 1999, 2014; Афанасьева, Каратайте-Талимаа, 1998, 2013; Афанасьева, Мярсс, 2014; Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2009; Märss, Afanassieva, Blom, 2014 и др.) существенно дополнила данные по структуре покровов остеостраков с щитами различного строения и способствовала выявлению закономерностей формирования твердых покровов у ранних позвоночных. Так, были выделены два типа вертикального роста (утолщения) экзоскелета – униполярный и биполярный (Afanassieva, 2004a, Афанасьева, 2011), по нашему предположению являющиеся универсальными для ранних позвоночных с хорошо развитым экзоскелетом. Исследование формообразования наружного скелета у костнопанцирных бесчелюстных дает фактический материал для решения одной из главных проблем эволюционной палеонтологии – проблемы формирования экзоскелета (и скелетных тканей в целом) у позвоночных. Знание закономерностей морфогенеза твердых тканей покровов необходимо не только для воссоздания более полной картины прошлого, но и для понимания процессов развития и регенерации современных твердых покровных структур и их дериватов (например, зубов) у позвоночных.

Первые достоверные сведения о вертебратах с минерализованным наружным скелетом получены из ордовикских отложений (Иванов, Черепанов, 2004; Sansom, Davies, Coates et al., 2012; Zigaite, Blicek, 2013; Sansom, Randle, Donoghue, 2015). Наружный скелет ранних позвоночных имеет разнообразное строение и складывается как из мелких составляющих (чешуи, тессеры), так и макроэлементов (пластины, щиты). В ордовике находки позвоночных редки, и, как правило, представлены мелкими фрагментами. В ордовике и силуре среди ранних позвоночных доминируют бесчелюстные.

В течение раннего палеозоя основными группами древних позвоночных (в их числе, панцирными бесчелюстными) были «опробованы» раз-

личные типы экзоскелетов, от микромерных (чешуи телодонтов) и мезомерных (туловищные пластины гетеростраков, анаспид) до макромерных (панцири гетеростраков) (классификация размерности элементов наружных скелетов дана по Эрвигу: Ørvig, 1951). Особо отметим, что в экзоскелете остеостраков представлены элементы всех размерных классов, а именно, микромерные (мелкие чешуи гибкой части плавников и ротожаберной области), мезомерные (чешуи туловища и пластины ротожаберной области) и макромерные (головотуловищные щиты), которые несут на своей поверхности разнообразную скульптуру и имеют различное гистологическое строение. Было показано (Afanassieva, 2004b), что скульптура наружного скелета остеостраков (как макроскульптура, так и микрорельеф), с одной стороны, маркирует процессы формообразования твердых покровов, с другой стороны, адаптирована к внешней среде (через ее прямое воздействие на ткани экзоскелета). Различные типы микроскульптуры (тонкая ребристость, микробугорки, ямки, микроотверстия) связаны с функциональными особенностями рельефообразующих слоев экзоскелета (поверхностного дентинового и среднего костного) и задействованы в осуществлении общих метаболических процессов в тканях покровов у ранних позвоночных (обзор микрорельефа экзоскелета у ранних позвоночных: см. Märss, 2006).

Накопленные к настоящему времени данные по экзоскелету свидетельствуют о том, что интегумент остеостраков, объединявший как твердые структуры, так и мягкие составляющие, имел сложное строение. Соответственно, при росте панциря формирование различных систем должно было быть соотносено в пространстве и времени. Мы полагаем, что полигональная система, включенная в средний слой экзоскелета, представляла собой «мягкую матрицу» при формообразовании панциря. Каналы этой системы, образующие сеть с ячейей различного размера, ограничивали горизонтальный рост тессер, служа их естественными границами. Относительно широкие (циркумареальные или интерареальные каналы, по Стенше, Stensiö, 1932) окружали тессеры, в то время как более узкие (интраареальные, там же) каналы были размещены в пределах тессер, образуя вторичную сеть системы. Анализ данных по гистостроению экзоскелета различных таксонов остеостраков позволяет прийти к заключению, что при формировании панциря сложность и разнообразие его строения достигались посредством тесной координации развития жестких и мягких составляющих интегумента, прежде всего, полигональной, собственно сенсорной и сосудистой систем.

Существенную информацию для выявления закономерностей морфогенеза твердых покровов ранних позвоночных предоставляет материал по наружному скелету видов верхнесилурийского рода остеостраков *Dartmouthia* (Wängsjö, 1944; Denison, 1951a, b; Gross, 1961, 1968; Афанасьева, 1986, 1991, 2004; Afanassieva, 1995; Märss, Afanassieva, Blom, 2014). Он позволя-

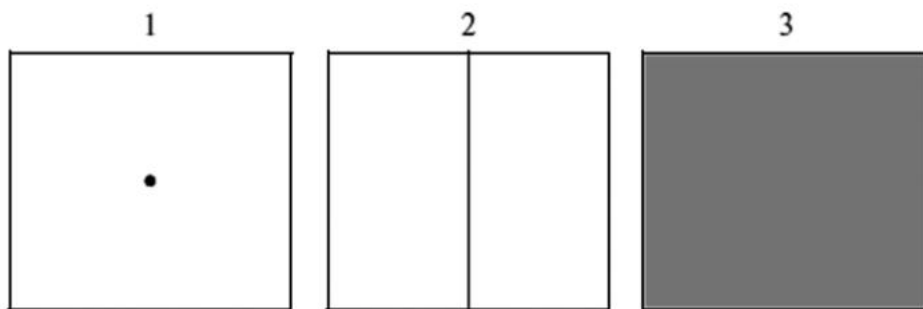


Рис. 3. Схема базовых элементов построения: точка (1), линия (2), плоскость (3) (Афанасьева, 2012).

ет проследить переходные состояния между скульптурными элементами в наружном скелете у одной особи одного вида остоостраков вследствие существования скульптуры различного типа как на дорсальной, так и на вентральной сторонах щита и большого разнообразия имеющихся скульптурных элементов на дорсальной стороне щита. На дорсальной стороне удлиненного и безрогого головуловищного щита *Dartmuthia gemmifera* имеются относительно крупные бугорки, расположенные линейно вдоль дорсального гребня. По бокам от дорсального гребня размещены три парных ряда бугорков приблизительно того же размера. Между ними расположены уплощенные тессеры, обычно лишенные дентина и целиком состоящие из костной ткани среднего слоя (рис. 2). Среди них разбросаны дентиновые бугорки, размеры которых варьируют от мелких до относительно крупных. Крупные бугорки размещены вдоль бокового края щита *D. gemmifera*, образуя мощное боковое ребро жесткости конструкции. Таким образом, на поверхности дорсальной стороны щита одной особи этого вида можно найти скульптурные элементы, представляющие собой переходный ряд от гладкой уплощенной тессеры, полностью лишенной поверхностного дентинового слоя, до крупного бугорка с хорошо развитой тканью мезодентина и энамелоида. Этот феномен показывает, что в данной группе ранних позвоночных существовали механизмы морфогенеза, позволяющие не только успешно конструировать различные типы панцирей, но и тонко моделировать конкретную форму щита, проявляя конструктивные возможности за счет изменения формы элементов и пластичности гистохарактеристик экзоскелета при построении панциря определенного типа в пределах одной особи одного вида.

У позвоночных (*Vertebrata*) образование дентина приурочено к границе эпидермиса и кориума, при этом дентиновые структуры образуются в верхнем кориуме центростремительно от эпидермиса по направлению к формирующимся костным структурам. Для понимания процессов форми-

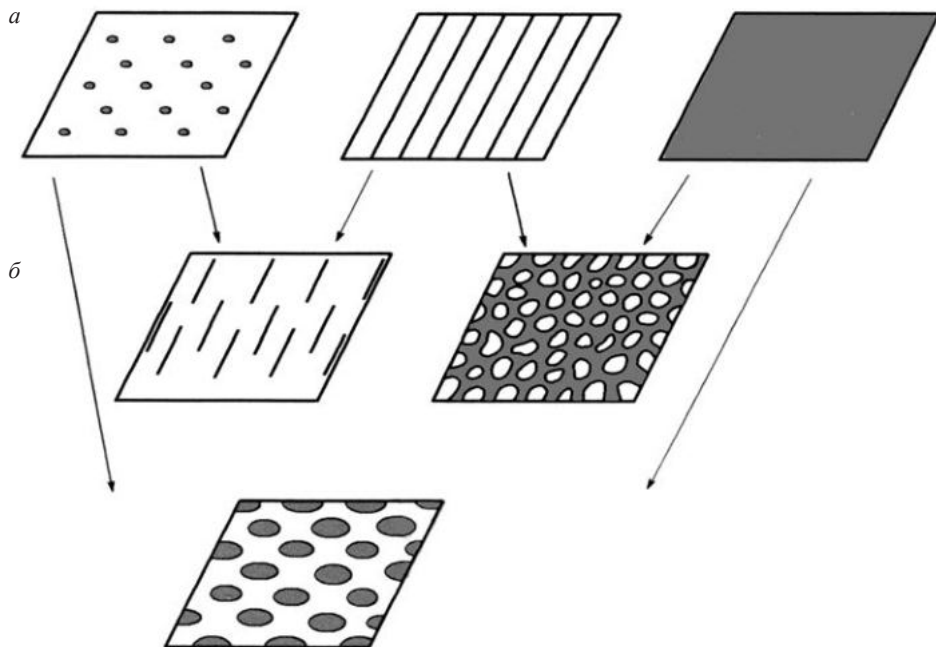


Рис. 4. Схема основных (а) и промежуточных (б) вариантов плоскостной организации базовых элементов построения при одновременной закладке дентиновых структур (Афанасьева, 2012).

рования панциря у древних позвоночных мы (Афанасьева, 2012) соотнесли элементы твердых покровов (дентиновые структуры) остеоостраков с такими геометрическими понятиями как точка, линия и плоскость (рис. 3). Так, зачаток дентинового бугорка мы обозначили как точку, зачаток валика – как линию, соответственно, зачаток гладкой поверхности – как плоскость. При введении параметра времени одновременная закладка (рис. 4,а) одинаковых точек приведет к формированию рельефа из одноразмерных бугорков, закладка одинаковых линий – к формированию валиков, закладка плоскости – к формированию гладкой дентиновой поверхности. Помимо рассмотренных простых случаев, точки и линии могут размещаться на плоскости упорядоченно или неупорядоченно. При последовательной закладке дентина будет осуществляться горизонтальный рост (увеличение абсолютных размеров) и вертикальный рост (утолщение экзоскелета) панциря в онтогенезе. При *горизонтальном росте* (рис. 5,а) появление точечных зачатков дентина в мягких тканях вокруг первичного бугорка приводит к постепенному горизонтальному нарастанию твердых тканей интегумента радиально, в отдельных направлениях или циркулярно (радиальный или циркулярный рост). Размещение новых линейных зачатков

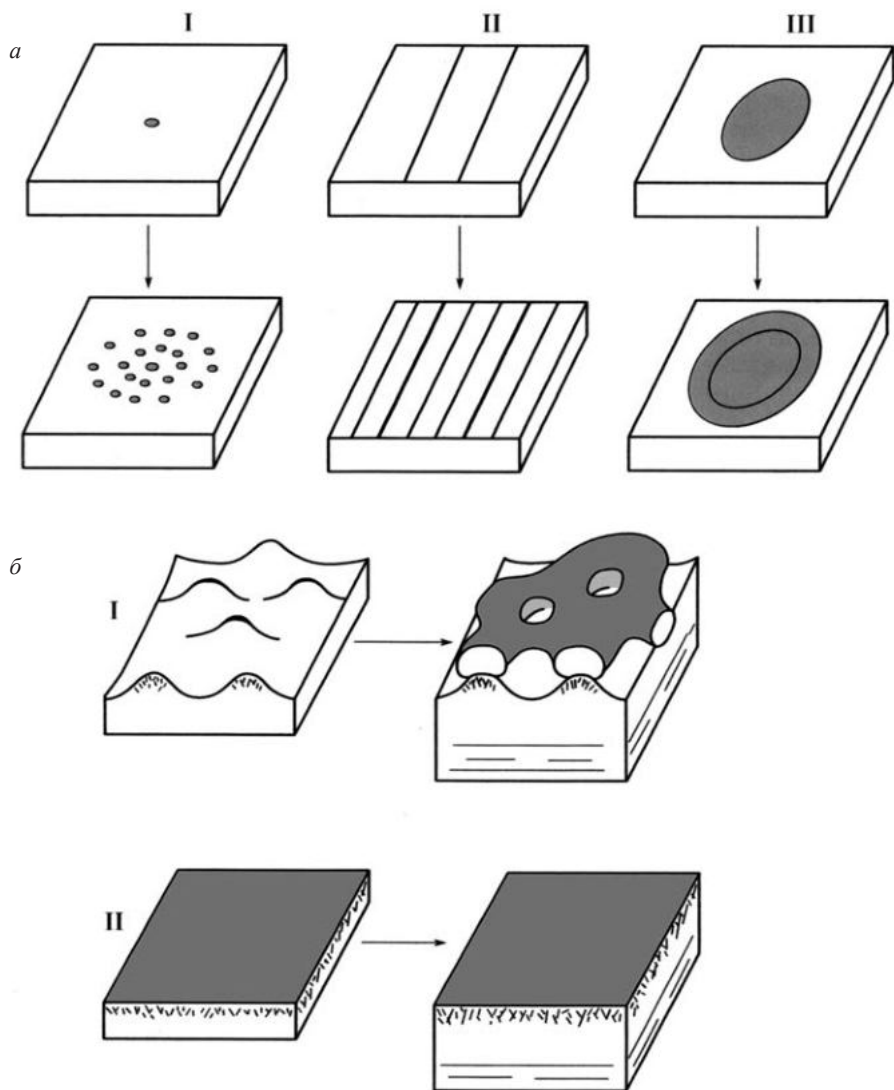


Рис. 5. Способы развития твердых покровов; *a* – при горизонтальном росте: ареальный (I), фронтальный (II), циркумзональный (III) рост; *б* – при вертикальном росте: I – **биполярный** рост, первая генерация дентина – бугорки, вторая генерация дентина – сеть, II – **униполярный** рост (Афанасьева, 2012).

дентиновой ткани между первичными валиками позволяет наращивать экзоскелет в одном или двух противоположных направлениях между валиками (фронтальный рост). Плоскостная закладка дентиновых структур в мягких покровах вокруг первичной пластины обеспечивает возможность краевого роста панциря (циркумзональный рост). При *вертикальном росте*

(рис. 5,б) происходит последовательное вертикальное размещение генераций дентина на поверхности панциря (надставочный или суперпозиционный рост), что позволяет наращивать толщину твердых покровов в онтогенезе как в базальном направлении за счет развития костных слоев (униполярный тип роста), так и в апикальном направлении, осуществляя биполярный рост экзоскелета за счет наращивания и костных и дентиноидных тканей. Помимо основных типов закладок дентиновых структур у остеоостраков нами выявлены их промежуточные состояния (рис. 4,б): отрезок (точка – линия) в перспективе позволяет образовать удлиненные бугорки или разноразмерные дентиновые валики; пластина (точка – плоскость) в перспективе – сглаженная поверхность широкого бугорка или тессеры; сеть (линия – плоскость), соответственно, пористая поверхность панциря или объемная сеть на его поверхности. Сочетание вариантов закладок тканей и типов их развития позволяет строить разнообразные конструкции и объясняет существование всех описанных в настоящее время рельефов экзоскелета у костнопанцирных бесчелюстных. Таким образом, анализ имеющейся информации, накопленной к настоящему времени (прежде всего собственные исследования, а также литературные данные), позволил предположить (Афанасьева, 2012), что многообразие в строении наружного скелета остеоостраков, как и возможность построения панцирей различного типа достигалось прежде всего за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные факты свидетельствуют о том, что наружные покровы костнопанцирных бесчелюстных позвоночных (*Osteostraci*) представляли собой подвижную систему с обратными связями, тонко реагирующую на изменения внешних и внутренних условий. Строение наружного скелета остеоостраков показывает, что он был активно задействован в сложных метаболических процессах, при этом инновационные свойства, характерные для интегумента позвоночных (*Vertebrata*), позволяли конструировать экзоскелеты различных типов в условиях палеозойского времени. Многообразие в строении наружного скелета остеоостраков достигалось прежде всего за счет комбинирования типов тканевых закладок дентиновой и костной ткани и способов их развития. На основании анализа данных по строению наружного скелета различных таксонов остеоостраков установлено, что формирование панциря проходило в условиях тесной координации развития твердых и мягких структур покровов, прежде всего, полигональной, собственно сенсорной и сосудистой систем интегумента. Экзоскелет остеоостраков представляет собой хорошую модель для демонстрации закономерностей формообразования твердых покровов различных типов у позвоночных животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева О.Б. 1986. Строение экзоскелета цефаласпид из силура Эстонии // Палеонтол. журн. № 2. С. 67–74.
- Афанасьева О.Б. 1991. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука. С. 1-144. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 248).
- Афанасьева О.Б. 1996. К морфологии и систематическому положению трематаспидного остеострака *Aestiaspis viitaensis* (Agnatha) // Палеонтол. журн. № 4. С. 68–72.
- Афанасьева О.Б. 2004. Остеостраки. Osteostraci / Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. М.: ГЕОС. С. 210–268.
- Афанасьева О.Б. 2011. К морфологии и систематическому положению *Ungulaspis arcuata* (Agnatha, Vertebrata) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. № 5. С. 89–93.
- Афанасьева О.Б. 2012. О формировании наружного скелета у древних бесчелюстных (Agnatha, Vertebrata) // Докл. АН. Т. 442. № 6. С. 837–840.
- Афанасьева О.Б. 2016. О росте и регенерации экзоскелета у древних бесчелюстных позвоночных (Osteostraci, Agnatha) // Докл. АН. Т. 466. № 5. С. 624–627.
- Афанасьева О.Б., Каратайте-Талимаа В.Н. 1998. Новые остеоостраки (Agnatha) из силура и нижнего девона архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтол. журн. № 6. С. 60–64.
- Афанасьева О.Б., Каратайте-Талимаа В.Н. 2013. Новые данные об остеоостраках (Agnatha) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтол. журн. № 5. С. 53–61.
- Афанасьева О.Б., Мярсс Т. 1997. Строение экзоскелета и распространение *Aestiaspis viitaensis* (Agnatha) из силура Эстонии // Палеонтол. журн. № 6. С. 75–80.
- Афанасьева О.Б., Мярсс Т. 2014. Новые данные о наружном скелете остеоостраков рода *Aestiaspis* (Agnatha) из силура о. Сааремаа (Эстония) и архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтол. журн. № 1. С. 75–79.
- Иванов А.О., Черепанов Г.О. 2004. Ископаемые низшие позвоночные. Учебн. пособие. Спб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 228 с.
- Мярсс Т.И. 1986. Позвоночные силура Эстонии и Западной Латвии. Таллин: Валгус. 104 с.
- Afanassieva O.B. 1995. The structure of the exoskeleton of the Tremataspidoidei and its significance in the taxonomy of osteostracans (Agnatha) // Geobios. Mém. spéc. № 19. P. 13–18.
- Afanassieva O.B. 1999. The exoskeleton of *Ungulaspis* and *Ateleaspis* (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya, Russia // Acta geol. Pol. V. 49. № 2. P. 119–123.
- Afanassieva O.B. 2004a. New evidence on the exoskeletal growth of some Lower Devonian osteostracans // 10 Intern. symp. on Early Vertebrates/Lower Vertebrates. Gramado, 24–28 May 2004: Programme and abstracts / Ed. M. Richter. Univ. Federal do Rio

Grande do Sul. P. 9.

- Afanassieva O.B.* 2004b. Microrelief on the exoskeleton of some early osteostracans (Agnatha): preliminary analysis of its significance // The Gross symp. 2: Advances in palaeoichthyology. Riga. Latvia / Ed. E. Lukševičs. Acta univ. Latviensis, Earth and Environ. sci. V. 679. P. 14–21.
- Afanassieva O.B.* 2014. Development of the exoskeleton in osteostracans (Agnatha, Vertebrata): new evidence of growth // Paleontol. j. V. 48. № 9. P. 973–979.
- Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* 2009. The histology of the Upper Silurian osteostracan *Timanaspis kossovoii* Obruchev (Agnatha) from North Timan, Russia // Acta zool. V. 90. Suppl. 1. P. 38–43.
- Denison R.H.* 1947. The exoskeleton of *Tremataspis* // Amer. j. sci. V. 245. № 6. P. 337–365.
- Denison R.H.* 1951a. Evolution and classification of the Osteostraci // Fieldiana: geology. V. 11. № 3. P. 155–196.
- Denison R.H.* 1951b. The exoskeleton of early Osteostraci // Fieldiana: geology. V. 11. № 4. P. 197–218.
- Gross W.* 1961. Aufbau des Panzers obersilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta zool. V. 42. P. 73–150.
- Gross W.* 1968. Beobachtungen mit dem Elektronenraster-Auflichtmikroskop an den Siebplatten und Isopedin von *Dartmuthia* (Osteostraci) // Paläontol. zeits. Bd 42. № ½. S. 73–82.
- Greeniaus J.W., Wilson M.V.H.* 2003. Fossil juvenile cyathaspididae (Heterostraci) reveal rapid cyclomorial development of the dermal skeleton // J. vertebr. paleontol. V. 23. № 2. P. 483–487.
- Hawthorn J.R., Wilson M.V.H., Falkenberg A.B.* 2008. Development of the dermoskeleton in *Superciliaspis gabrielsei* (Agnatha, Osteostraci) // J. vertebr. paleontol. V. 28. № 4. P. 951–960.
- Janvier P.* 1985. Les Thyestidiens (Osteostraci) du Silurien de Saaremaa (Estonie). Première partie: Morphologie et anatomie. Deuxième partie: Analyse phyligénétique, répartition stratigraphique, remarques sur les genres *Auchenaspis*, *Timanaspis*, *Tyriaspis*, *Didymaspis*, *Sclerodus* et *Tannuaspis* // Ann. paléontol. V. 71. N 2/3. P. 83–147, 187–216.
- Märss T.* 2006. Exoskeletal ultrasculpture of early vertebrates // J. vertebr. paleontol. V. 26. № 2. P. 235–252.
- Märss T., Afanassieva O., Blom H.* 2014. Biodiversity of the Silurian osteostracans of the East Baltic // Trans. roy. soc. Edinburgh, Earth and environmental sci. V. 105. P. 73–148.
- Ørvig T.* 1951. Histologic studies of placoderm and fossil elasmobranchs 1. The exoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general // Ark. zool. V. 2. P. 321–454.
- Pander C.H.* 1856. Monographie der fossilen Fische des Silurischen System der Russisch-Baltischen Gouvernements. St.-Petersburg. 91p.

- Sansom I.J., Davies N.S., Coates M.I., et al.* Chondrichthyan-like scales from the Middle Ordovician of Australia // *Palaeontology*. 2012. V. 55. P. 243–247.
- Sansom R.S., Randle E., Donoghue P.C. J.* 2015. Discriminating signal from noise in the fossil record of early vertebrates reveals cryptic evolutionary history // *Proc. roy. soc.* V. 282. 20142245. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2245>
- Stensiö E.* 1927. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Family Cephalaspidae // *Skrifter om Svalbard og Ishavet*. V. 12. P. 1–391.
- Stensiö E.* 1932. The cephalaspids of Great Britain. London: Brit. mus. nat. hist. 220 p.
- Wängsjö G.* 1944. On the genus *Dartmuthia* Patten with special reference to the minute structure of the exoskeleton // *Bull. geol. inst. univ. Uppsala*. V. 31. P. 349–362.
- Wängsjö G.* 1952. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids. Results of Th. Vogt's Expedition 1928 and the English-Norwegian-Swedish Expedition 1939 // *Norsk Polarinstitutt Skrifter*. № 97. P. 1–657.
- Žigaitė Ž., Blicek A.* 2013. Palaeobiogeography of Early Palaeozoic vertebrates // *Early Palaeozoic biogeogr. palaeogeogr.* / Eds D.A.T. Harper, T. Servais. London: Geol. soc. mem. P. 449–460.

**Morphogenesis of the external skeleton in early vertebrates
(Osteostraci, Agnatha): peculiarities of the structure
and general patterns of the development**

O.B. Afanassieva

A brief review on the structural peculiarities and the general patterns of the development of the exoskeleton in one of the earliest group of the vertebrates, viz., – osteostracans (Osteostraci, Agnatha), has been done with account for new information.

**О МОРФОЛОГИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ
В НАПРАВЛЕННОМ РАЗВИТИИ
ПОЗДНИХ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ
(THEROPODA MARSH, 1881)**

Р. Барсболд

*Институт Палеонтологии и геологии МАН, Улаанбаатар, Монголия
maspaleo@gmail.com*

Дромеозавриды и овирапториды, морфологически наиболее яркие ветви теропод, во многом представляют эволюционное разнообразие всей группы. Их неповторимые модификации посткраниальных структур и черепа развивались на фоне орнитизации, почти всеобщего явления в эволюции теропод, отражавшей стабилизирующий отбор, параллелизмы и экоморфологические особенности рассматриваемых ветвей.

ВВЕДЕНИЕ

Морфологическое разнообразие поздних (послетриасовых) хищных динозавров достаточно большое, и, скорее всего, достигало наивысшего уровня в течение мелового периода, самого длительного в фанерозое (80 млн. лет), представлявшего время последнего и наиболее продолжительного расцвета всей группы. При этом на поздне меловую эпоху протяженностью немногим меньше половины данного периода приходится едва ли не большинство всего установленного разнообразия в морфологической эволюции теропод. Этому в немалой мере способствовало развитие в течение эпохи особо благоприятных условий для захоронения органических остатков, служивших основной причиной сохранения палеонтологической летописи.

В рассмотрении разнообразия поздних хищных динозавров возможны, по крайней мере, два подхода. Во-первых, сравнивать все группы теропод, по которым накоплены многообразные и объемные сведения, но все же преодолевать неизбежную неполноту и нередко низкую информативность, а также и противоречивость массового материала. Этот путь более пригоден для больших сводок, к примеру, «The Dinosauria» 2004 г., «Ископаемые рептилии и птицы» 2012 г. и других подобных им. Второй

путь короче и выразительней – выделить ограниченное число теропод, не более 2–3-х групп, исходя, самое меньшее, из следующих условий: данные по избранникам должны быть достаточно полными (что совсем не означает завершенности представлений о них), чтобы в обобщенной форме представить сходство и различие сопоставляемых признаков, при этом желательно, чтобы немалая контрастность и противоположность одних и одновременно достаточно высокая степень тождественности других признаков лишь подчеркивало бы амплитуду их структурных модификаций и инноваций; немаловажна также и условно более или менее равнозначная подверженность общей направленности в морфологической эволюции поздних хищных динозавров в сторону птицеподобия. В нашем случае отвечающими избранным условиям оказываются дромеозавриды (*Dromaeosauridae* Matthew et Brawn, 1922) и овирапториды (*Oviraptoridae* Barsbold, 1976a). Эти тероподы, почти полвека находившиеся «в резерве» вследствие обезоруживающей неполноты знания о них, неожиданно были выдвинуты из тени, первые в самом начале, вторые в середине 1970-х гг., когда новые дополнительные сведения о них позволили дать им второе, более основательное открытие после первого, датируемого соответственно 1922 и 1924 гг. (Matthew et Brawn, 1922; Osborn, 1924). Новые данные продемонстрировали замечательные инновации в строении каждой из ветвей (Ostrom, 1969; Barsbold, 1976b, 1981), комплексно доселе не известные среди хищных динозавров в целом. Впоследствии систематический состав каждой из групп, вначале насчитывавший единичные виды, существенно расширился. Дромеозавриды и овирапториды выделяются выразительностью и устойчивостью их строения в пределах отведенного им исторического времени и явственной направленностью развития в сторо-

¹Орнитизация, возможно, не лучшее слово для обозначения этого весомого направления в историческом развитии поздних хищных динозавров. Легкость его произношения и однозначный смысл в какой-то мере оправдывают его применение. Широко известны термины, обозначающие определенное направление в развитии ряда групп, к примеру, маммализация у соответствующих рептилий, сапиентация у гоминид и т. д. Лишь птицеподобие, столь ярко выражавшееся в морфологии хищных динозавров на позднем этапе их эволюции, не имеет почему-то (в разных языках) общепринятого обобщающего слова, хотя само явление уже давно и широко воспринято. По иронии судьбы название большой группы хищных динозавров *Theropoda* Marsh, 1881, как известно, означает «звероногие», хотя по структуре стопы, как сейчас хорошо известно, определение «птиценогие» подходило бы больше по существу, но оно сохраняется в названии другой немалой группы *Ornithopoda* Marsh, 1881 и включает растительноядных динозавров, стопа которых далеко не птичья, и они не подвергались столь явной орнитизации. О.Ч. Марш, известный американский исследователь и автор обоих названий и таксонов, более полагался на рептилийное развитие динозавров, чем на приобретаемые ими птичьи черты, в то время еще не привлекавшие пристального внимания (хотя гораздо ранее высказывалось о возможном родстве динозавров и птиц), пик которого приходится ближе к концу второй половины XX века в известной и успешной концепции «динозавры-птицы».

ну птицеподобия, орнитизации¹. Последнее, впрочем, было едва ли не всеобщим для теропод (Theropoda Marsh, 1881) явлением, масштабы которого существенно различались внутри группы. Выделение Avetheropoda Paul, 1988, «птичьих теропод», несмотря на дискуссионность ряда аспектов их строения и состава, подчеркивает подобную направленность в эволюции поздних хищных динозавров. Орнитизация была в немалой мере индикатором к выходу на магистральную линию эволюции, тем самым, возможно, немало способствуя стабилизирующему отбору в развитии группы на позднем этапе. Здесь нет необходимости рассматривать орнитизацию названных ветвей, тем более в отрыве от группы в целом, которой посвящен большой объем публикаций, и общее состояние существующего положения достаточно известно.

Дромеозавриды представляют семейство, устойчивость строения которых ярко проявляется в их развитии в течение раннего и позднего мела. Охват столь длительного суммарного времени двух эпох (80 млн. лет) нечасто встречается у поздних хищных динозавров. Помимо дромеозаврид лишь орнитомимиды достоверно сопоставимы с ними по длительности развития, тогда как у остальных ветвей оно ограничивается чаще всего лишь одной из меловых эпох, при этом преобладают позднемеловые ветви. Неполнота палеонтологической летописи и существующего ископаемого материала могут повлиять на длительность развития ряда ветвей, хотя бы часть которых может оказаться развивавшейся непрерывно в течение всего мелового периода (или даже начавшись ранее). Хотя обнаружение подобных новшеств, как показывает реальная практика изучения, далеко не быстрое и измеряется нередко десятками лет.

КРАТКО О ДВУХ ВЕТВЯХ ТЕРОПОД

Дромеозавриды и овирапториды были разной величины – от малого и среднего (1.0–2.5 м) до крупных (4.0 м) для дромеозаврид и гигантских (6–7 м) для овирапторид. Дромеозавриды (рис. 1) обладали черепом, впол-

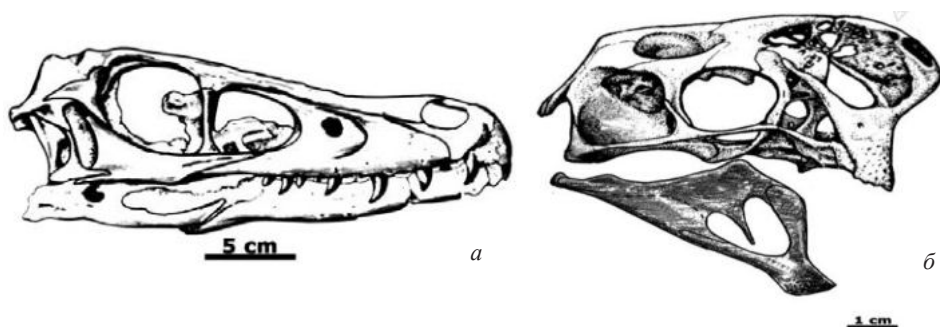


Рис. 1. Вид справа черепа представителей дромеозаврид и овирапторид: *а* – *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924; *б* – *Citipati* Clark, Norell & Barsbold, 2001.

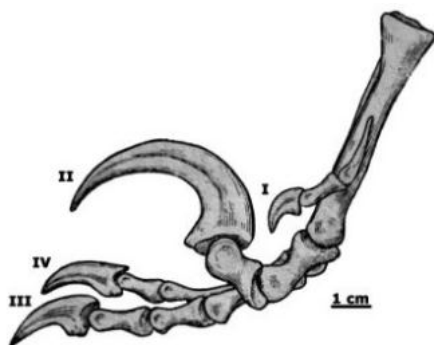


Рис. 2. Правая стопа велоцираптора изнутри.

Рис. 3. Кисть: левая у дромеозаврид (с некоторыми

не типичным для теропод (Barsbold, Osmolska, 1999), и установленные различия в деталях и пропорциях едва ли выводят его за рамки общепринятой типологии. Строение черепа у овирапторид необычно отклоняется от тероподовой нормы, отличаясь укороченностью лицевого отдела, в котором предчелюстные кости преобладают в основе массивного клюва с черепной скульптурой (иногда отсутствующей) в виде пластинчатого гребня или крупного куполовидного шлема. Небно-птеригоидный комплекс массивный, отростки челюстных костей формировали почти сплошную рельефную выстилку неба, не имеющего прецедента у хищных динозавров. Нижняя челюсть с ковшевидной роstralной частью, верхний край переднего отдела челюсти сильно выгнутый, нижнечелюстное отверстие крупное, челюстной сустав, разделенный срединным выступом (Osmolska, 1976; Барсболд, 1983; Elzanowski, 1999).

Посткраниальный скелет у обеих ветвей, будучи в основе позднебазальным, несет его характерные черты: конструктивно легкий, трехпалая хватательная кисть с шкивным пястно-запястным соединением, у некоторых овирапторид модифицирован с редукцией (утоплением) второго и третьего пальцев, стопа у обеих групп не относится к арктометатарзальному типу (Holtz, 1995); у дромеозаврид модификация второго пальца стопы (рис. 2) формирует гинглимоидные соединения базальной фаланги, расширяющие подвижность предкогтевой и увеличенной вдвое-втрое против обычного размера когтевой («хищнической») фаланг; второй палец оттягивался по дуге назад-вверх и выводился от опоры на субстрат, формируя двупалость при локомоции (Ostrom, 1969a, b).

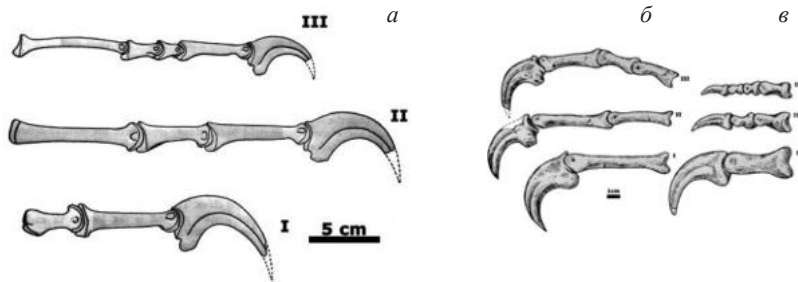
Стопа у овирапторид функционально трехпалая в рамках тероподовой нормы. Таз у дромеозаврид определяется постпубической, у овирапторид препубической долихоилией. Хвостовые позвонки у дромеозаврид за исключением проксимального ряда путем необычно сильного удлинения соединяющих элементов, преобразованы в жестко-упругую структуру. У

овирапторид хвостовой отдел от соответствия обычной тероподовой норме изменялся до заметной укороченности (почти до трети длины) и развития пигостиля при еще большей укороченности (Barsbold et al., 2000). Специализации посткраниального скелета у дромеозаврид ныне хорошо известны, их черепу равнозначные изменения не свойственны в противоположность главной форме специализации у овирапторид, выражаемой преимущественно строением черепа. Обе ветви разительно отличаются друг от друга по целому ряду признаков, и из их множества показаны лишь те, которые наиболее ярко воссоздают образы этих неповторимых ящеров, выразительно демонстрируя особенности строения каждой из ветвей. Противоположность ряда их существенных черт действительно отражает размах многообразия поздних хищных динозавров, не скрываемого «усредняющей» орнитизацией.

Овирапторид рассматривают, как возможных ценагнатид (Coegnathidae Sternberg, 1940) и ценагнатоидей (Caegnathoidea Sternberg, 1940) преимущественно по строению нижней челюсти (Maryanska et al., 2002; Osmolska et al., 2004). В случае отнесения к ценагнатоидеям овирапториды сохраняют семейственный ранг, подразделение на подсемейства и упомянутые две линии. При отнесении их прямо к семейству ценагнатид указанные подсемейства (Oviraptorinae и Ingeniinae) и две линии равно сохраняются. Нет также проблем при отнесении всех названных таксонов (конечно, помимо дромеозаврид), как бы они не обозначались, к овирапторозаврам (Oviraptorosauria Barsbold, 1976), группе более высокого ранга. Так что возможные изменения в классификации овирапторид несколько не влияют на их значение, как одного из ярких, может быть даже, экстремальных примеров многообразия поздних хищных динозавров в их направленном развитии. Несмотря на общность строения нижней челюсти у овирапторид и ценагнатид, на которой базируется представление об их родстве (Osmolska, 1976), ее более детальный план строения определяется немалым различием в каждой из них (Барсболд, 1983), но в нашем случае, как отмечалось выше, не имеющем особого значения, будучи явлением внутреннего порядка для обоснования родственных связей, не рассматриваемых здесь.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОМОРФОЛОГИИ

Экоморфология дромеозаврид замечательно подтверждена одним из участников «Дерущихся Динозавров», наносивший модифицированными вторыми пальцами стоп с большими «хищническими» когтями смертельные удары в незащищенные области живота и груди жертвы, цепко захватив когтями кистей за обе стороны ее головы (Барсболд, 1974). Главные инновации в посткрании у дромеозаврид были установлены на новом в то время материале этой ветви, представляя собой в немалой мере неожиданное открытие (Ostrom, 1969). Еще более неожиданным было нахождение «Дерущихся Динозавров» в Монголии вскоре после указанной публикации,



исключениями по: Ostrom, 1969) и правая у овираторид (изнутри): *a* – дромеозавриды: *Deinonychus* Ostrom, 1969; *б* – овираторины: *Citipati* Clark, Norell Barsbold, 2001; *в* – ингениины: *Ingenia* Barsbold, 1981.

демонстрировавших специфический стереотип поведения дромеозаврид (Barsbold, 1998; Барсболд, 2016), полностью подтвердившего заключения американского исследователя. Это был первый образец высокой сохранности экоморфологических особенностей хищных динозавров, с блеском продемонстрировавший не столько их вооружение, чуть ранее уже обрисованное, но, главное, функции инновационно измененной структуры дромеозаврид в «действии», подтверждая описания профессора Дж.Х. Острома, которые в противном случае могли бы казаться умозрительными. Мнение, что велоцираптор мог бы применить свое вооружение уже на мертвой жертве (Osmolska, 1993), кажется не совсем понятным, но, в нашем случае главное, не отрицающим выразительные экоморфологические черты и атакующие возможности дромеозаврид, но почему-то применяемые к неживой жертве. В последнее время модифицированная стопа дромеозаврид рассматривается как орудие умерщвления жертвы когтями стоп при их захвате и сжатии, что характерно для современных хищных птиц.

Выше упоминалось, что дромеозавриды были морфологически устойчивой группой в течение едва ли не всего мелового периода. Овираториды не столь единообразны в морфологии, выделяясь в относительно более генерализованную и более специализированную линии соответствующие подсемействам *Oviraptorinae* и *Ingeniinae* Barsbold, 1981. Основное их различие состоит в строении кистей (рис. 3).

У овираторин (генерализованная линия) кисть хватательного типа (рис. 3,б) с пястно-запястным шкивным соединением, отмеченное выше, и полностью сходное с строением у дромеозаврид. У ингениин кисть (рис. 3,в) модифицирована с отклонением от общепринятого тероподового образца, что до сих пор было известно, к примеру, у двупалых тираннозаврид (*Tyrannosauridae* Osborn, 1905) и однопалых алваресзаурид (*Alvarezsauridae* Bonaparte, 1991). У ингениин в трехпалой кисти первый палец сохраняется наиболее массивным, тогда как второй и третий последовательно и значительно утоньшаются, почти равноудлиненны, их когте-

вые фаланги отражают выпрямление и уменьшение. Кисть такого строения теряет хватательную способность в противоположность кисти у генерализованной линии. Кроме того, в кисти у ингениин отмечено срастание запястного шкива (точнее, полушкива, поскольку в данной структуре всегда присутствует ее половина) с проксимальным окончанием пясти, предположительно воспринимаемое не как патология, а возможная норма для специализированных ингениин (находимая на всех известных экземплярах). Кисть, сраставшаяся в пястно-запястном суставе, усиливается не только в компактности, но и в ограничении свободы движений, что должно сужать ее функциональные возможности, сохраняя способность к выполнению относительно однообразных действий, к примеру, снабженного перепонками плавательного органа.

Экоморфологический потенциал неповторимой краниальной специализации у овирапторид остается нераскрытым. Рельефная поверхность неба, покрывавшаяся утолщенной рамфотекой, кажется приспособленной к раздавливанию твердых пищевых объектов. Пасть даже у наиболее крупных особей необычно узкая и малого объема в сравнении с близкими по размерам и весу дромеозавридами и другими тероподами, напоминая пасть у птиц. Ранее допускалось питание овирапторид двустворчатыми моллюсками (Барсболд, 1972), широко распространенными в озерной биоте того времени (Мартинсон, 1982). Ингениины, более мелкие, чем овирапторины, казалось бы, могли вести амфибиотический образ жизни. У одного из дромеозаврид хальшкараптора (Halshkaraptor Cau et al., 2017) предполагается перепончатость кисти и водно-наземный образ жизни (немало различавшийся от способа активно преследующего и атакующего хищника, внедренного также в общественное сознание замечательными фильмами С. Спилберга). Беззубость и некоторые черты строения у теропод связываются с возможным изменением их пищевых предпочтений (Zanno et al., 2009; Zanno et al., 2011; Барсболд, 2017; Chinzorig et al., 2017), и еще столетие назад указывалась изменчивость в строении кисти у орнитомимид (Osborn, 1917), предположительно могущая повлиять на изменение ее функций. Возможно, ингениины трансформировались в вегетарианцев, и при переходе к растительной пище их кисть приспособилась для совершения совсем иных действий, чем при хищничестве. Возможно также, что их беззубые челюсти способствовали питанию растениями. Однако редукция второго и третьего пальцев кисти, их равновеликость, сужение и выпрямление когтевых фаланг, приводящие к утере хватательности, вызывает недоумение – подобная кисть едва ли способствовала питанию растительностью, к примеру, приближая и поднося к пасти пищу такого рода. Вероятно, основным действующим органом в подобной кисти, тем более столь малого размера, может быть лишь первый палец, когтевая фаланга которого, будучи относительно массивной, коротковата и слабо изогнута

при отмеченной редуцированности наружных боковых пальцев. Функциональные возможности кисти столь необычного строения, не известного у других теропод, остаются скрытыми.

О ПОЗДНЕБАЗАЛЬНОМ ПОСТКРАНИАЛЬНОМ СКЕЛЕТЕ

У овирапторид и дромеозаврид в посткраниальном скелете ярко выражены черты относительно генерализованного типа, обозначаемого здесь, как позднебазальный, и в главных очертаниях фиксируемого у поздних хищных динозавров. С строением черепа дело обстоит в чем-то сложнее, хотя и устойчивость базовых черт, формировавших эту структуру у поздних хищных динозавров, к примеру, свойственную дромеозавридам, и противоположную во многих аспектах, как у овирапторид, свидетельствуют в пользу разнообразия теропод, образцово представляемого как раз двумя названными ветвями. Строение черепа и посткраниального скелета теропод изучено в целом неплохо, в особенности на позднемеловых монгольских образцах высокой сохранности, из чего возможно найти немало оснований сказанному выше (Малеев, 1974; Osmolska et al., 1972; The Dinosauria, 2004; Алифанов, 2012). Очертания позднебазального посткраниального скелета явственно проглядывают у целурозавров (Coelurosauria Huene, 1914; Holtz, 1996), манирапторов (Maniraptora Gauthier, 1986, Maniraptoriformes Holtz, 1996) и авиалов (Avialae Gauthier, 1986), с большой вероятностью составлявших главное течение в развитии хищных динозавров позднего этапа. В большинстве примеров позднебазальный посткраниальный скелет в более или менее законченном облике формируется к позднемеловому этапу, включая: определенное число позвонков в шейной, спинной и крестцовой части, хвостовой отдел с обычным межпозвоночным соединением, развитый передний пояс, удлинённые передние конечности с трехпалой кистью хватательного типа, задние конечности с функционально трехпалой стопой, таз долихоилического препубического типа, лобковая кость с расширением дистального окончания, с удлинёнными подвздошными и укороченными или утоньшенными седалищными костями. Позднебазальный тип воспринимается, как обобщенное строение скелета позднемезозойских хищных динозавров и приходящий к особенно яркому выражению у позднемеловых ветвей. Посткраниальный скелет у более генерализованных овирапторид (кроме укорочения хвостового отдела) неплохо вписывается в этот тип и может служить, помимо названного исключения, его полноценной иллюстрацией. Отмечаемая изменчивость на реальных образцах носит преимущественно количественный характер в рамках типа, не снижая его значения. Также оставлен вне рассмотрения ряд детальных структурных черт без всякого ущерба для типового паттерна и сравнительных заключений на его основе. Представление о посткраниальном скелете монгольских (да и других) дромеозаврид создавался во многом на примере участника «Дерущихся Динозавров» (велоцираптора), степень сохранности которого

превосходила все, что было на руках у исследователей. Более поздний при-
бывающий ископаемый материал (Norell, Makovicky, 1997, 1999) подтверж-
дает и кое в чем расширяет установившиеся понятия о морфологии этой
ветви хищных динозавров.

В нашем случае две избранные ветви теропод (дромеозавриды и ови-
рапториды) вызывают интерес соединением позднебазальных, т. е., отно-
сительно генерализованных черт позднего этапа развития с узкой и уни-
кальной специализацией, совершенно не повторяющейся у них. Относи-
тельная генерализованность в их общем строении, как бы просвечивает че-
рез необычные специализации и инновации, едва-ли не противоположные
у обеих ветвей, и столь выразительно показывающие широкий масштаб
разнообразия на общей основе направленного развития. В большинстве
других ветвей теропод архетипы в строении их черепа и посткраниально-
го скелета остаются достаточно устойчивыми, хотя амплитуда линейных
параметров и пропорций также масштабна и часто привлекается для более
детального расширения их многообразия. Исключения нечасты, хотя, из-
менения черт, как бы накапливаясь в отдельных ветвях, выходят за усто-
явшиеся границы. К числу примеров на монгольском материале недавнего
времени относятся собственно орнитомимиды и некоторые орнитомимо-
завры (*Ornithomimosaura* Barsbold, 1976b), прежде всего, по особенностям
строения их кисти (Lee et al., 2014; Барсболд, 2017; Chinzorig et al., 2017),
освещающие возможные аспекты их экоморфологии в плане вероятной
растительнойности.

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В РАЗВИТИИ И ПТИЦЕПОДОБИЕ

Развитие наиболее общих черт птицеподобия в морфологии поздних
хищных динозавров воспринимается ныне вполне обычным, равно как и
ставшее уже привычным их перьевое (и перьепоподобное) покрытие. Прошло
время, когда морфология динозавров была еще сравнительно малоизвест-
ной, и нахождение каких-то общих с птицами черт в их морфологии, в то
время мало- или совсем неизвестных, к примеру, ключиц, грудины, осо-
бенностей строения кисти и стопы и немало другого позволяло видеть
все большую степень их орнитизации. Это было счастливое время, когда
солидные издания печатали на первых страницах сенсационное – «Дино-
завры вокруг нас!», имея в виду множество и многообразие современных
птиц. Ныне положение в морфологии и возможных связях динозавров и
птиц приобретает в большей степени широту и обоснованность, позволя-
ющие, может быть, глубже видеть сложные переплетения в длительном
развитии этих групп, их вероятную историческую взаимосвязанность, от-
ражаемую в их морфогенетическом единстве и коэволюции определенных
структур. В течение последних десятилетий интенсивно проводились ис-
следования в рамках уже упоминавшейся концепции «динозавры–птицы»,
преимущественно поддерживавшей сходство в строении и возможно близ-

кое родство обеих групп, кстати, впервые отмечавшееся еще Т.Г. Гексли (T.G. Huxsley) полутора столетием ранее. Монгольские дромеозавриды в числе других членов этого широко распространенного семейства (во всяком случае, уверенно в Северной Америке и Азии), а также овирапториды пока в основном в границах Центральной Азии, не могли не рассматриваться на основе названной концепции. При этом, если дромеозавридам, как единообразному семейству в целом, отводилось почти общепринятое место наиболее приближенных к птицам неавиальных динозавров, то овирапторидам выпадала не частая роль соперничавших с ними в степени продвинутой к птицам (Lu et al., 2002). Овирапториды рассматривались далеко не как аутсайдеры, но как переходившие грань вплоть до настоящих птиц, вторично потерявших способность к полету (Maryanska et al., 2002). Птицеподобие в эволюции поздних хищных динозавров, как упоминалось, было неравномерным, но почти всеобщим, его размах и уровень существенно отличались в различных ветвях. Сведения по дромеозавридам и, особенно, по овирапторидам, нередко разной степени обоснованности и по-разному освещавшиеся, представлены здесь по возможности в наиболее обобщенной форме, что не уменьшает яркого отражения ими всего многообразия в морфологической эволюции теропод. Оно подвергалось направленности в сторону орнитизации, на первый взгляд, долженствующей, если не подавлять и нивелировать морфологические различия в группе, то способствовать развитию сходства, рассматриваемого здесь под эгидой общего эволюционного вектора, как выражение параллельной эволюции ветвей поздних хищных динозавров. При этом большее сходство черт наблюдается в тех параллельных линиях, которые с более высокой вероятностью отражают степень большей близости. Как известно, эта черта свойственна эволюции параллельных родственных линий. В ряде публикаций развитие сходных с птичьими черт у теропод рассматривается в качестве примера конвергенции (Barsbold et al., 2000; Курочкин, 2006). Это могло бы быть приемлемым лишь при существенном уточнении – как пример конвергенции достаточно близких родственных линий, характерной для параллельной эволюции поздних хищных динозавров (Барсболд, 1983). Рассмотрение вышеназванных двух, возможно, наиболее выразительных (даже кое в чем-то образцовых) ветвей небольших теропод на общем фоне орнитизации, раскрывает и морфологическое разнообразие поздних хищных динозавров в ряде параллельных линий, и их несомненное различие в широком спектре экологических ниш того времени.

Повторное изучение археоптерикса не только изменило устоявшиеся представления об этой «первоптице», но обнаружило ряд черт, ранее совсем не известных, или не определенных и не оцененных прежде. «Первоптица» по строению скорее оперенный хищный динозавр позднего этапа эволюции с посткраниальным скелетом вполне позднебазального типа с

шквивным пястно-запястным соединением, отмечавшимся у обеих рассматриваемых ветвей теропод, а также с постпубическим тазом, находимым у дромеозавриды (Ostrom, 1973, 1975a, b, 1976). До сих пор необъяснимый феномен постпубии в заурисхийском тазу, вероятно, свидетельствует в пользу довольно ранних проявлений параллелизма в развитии родственно связанных линий теропод в общем течении в сторону орнитизации. У монгольского дромеозавриды велоцираптора обнаруживаются черты, свидетельствующие в пользу еще большего сходства его с базальными авиалами, к которым относится археоптерикс (Norell, Makovicky, 1999).

Не так часто у динозавров находятся ветви, столь четко отличительные по всем существенным аспектам их морфологической эволюции и возможного использования ресурсов окружающей среды, как рассматриваемые избранные представители. Развитие этих устойчивых во времени и пространстве поздних хищных динозавров, возможно, в достаточной степени обуславливалось направленным вектором их длительной эволюции. Дромеозавриды и овирапториды необходимо и достаточно отвечали упомянутым выше обстоятельствам и в большинстве случаев им, как говорится, заслуженно отдавалось место теропод, наиболее продвинутых в орнитизации и ярко отражающих разнообразие на позднем этапе развития всей группы. При этом, как упоминалось, первенство дромеозавриды принималось едва ли не общепринятым, тогда как овирапторидам оставалось быть или настоящими птицами, или, что чаще, лишь одним из первенствующих среди поздних хищных динозавров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Различия в строении двух избранных ветвей теропод (дромеозавриды и овираптриды), их видимая обособленность друг от друга в общем потоке эволюции и отличия в предположительно освоенных ими нишах лишь подчеркивают подверженность их посткраниального скелета позднебазальному типу, в немалой мере отражавшему общую направленность в сторону орнитизации, вероятно, служившей индикатором к выходу на магистральную линию эволюции, тем самым, возможно, немало способствуя стабилизирующему отбору в развитии группы на позднем этапе. В обеих избранных ветвях основные очертания позднебазального посткраниального скелета представляются соответствующими явлениям параллельной эволюции родственных линий, широко распространявшимся в развитии поздних хищных динозавров, тогда как специализации носят в комплексе ярко выраженный неповторимый характер.

2. Дромеозавриды отличались специализацией посткраниального скелета, в главном никогда не повторявшейся в строении поздних хищных динозавров. Экоморфологические особенности выводили дромеозавриду на уровень выполнения функций и возможных форм поведения, едва ли свой-

ственных другим тероподам. Крылоподобные структуры, а также черты, указывающие на предполагаемый амфибиотический образ жизни отдельных ветвей дромеозаврид, свидетельствуют о широте экопотенциальных возможностей этой ветви.

3. Овирапториды экоморфологически более разнообразны. Строение их черепа не находит аналогов у хищных динозавров в целом, тогда как посткраниальный скелет у более генерализованной линии овирапторид почти полностью соответствует позднебазальному типу в противовес ее краниальной специализации, не уступающей по значимости посткраниальным инновациям у дромеозаврид. Модификации кисти у более специализированной линии овирапторид отражают явственное снижение ее хватательной способности вплоть до полной редукции, что должно отвечать не только изменению пищевых предпочтений, но и, скорее всего, образа жизни в соответствии с изменением условий среды обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.Р.* 2012. Подкласс Archosauromorpha. Инфракласс Archosauria. Надотряд Dinosauria / Ископаемые рептилии и птицы. Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. М.: ГЕОС. С. 153–355.
- Барсболд Р.* 1972. Биостратиграфия и пресноводные моллюски верхнего мела гобийской части МНР. М.: Наука. 88 с.
- Барсболд Р.* 1976а. О новом позднемеловом семействе мелких теропод (*Oviraptoridae* fam. nov.) Монголии // Докл. АН СССР. Т. 226, 3:685–688.
- Барсболд Р.* 1976б. К эволюции и систематике позднемеловых хищных динозавров. Палеонтология и биостратиграфия Монголии. Тр. Совм. Сов.-Монг. Палеонтол. Экспед. М.: Наука. 3:68–75.
- Барсболд Р.* 1981. Беззубые хищные динозавры Монголии. Тр. Совм. Сов.-Монг. Палеонтол. Эксп. М.: Наука. 15: 28–39.
- Барсболд Р.* 1983. Хищные динозавры мела Монголии. Тр. Совм. Сов.-Монг. Палеонтол. Экспед. М.: Наука. 19, 120 с.
- Барсболд Р.* 1986. Хищные динозавры овирапторы. Герпетологические исследования в Монг. Нар. Респ. Сб. Научных трудов / Ред. Э.И. Воробьева. М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова. С. 210–223.
- Барсболд Р.* 1916. «Дерущиеся Динозавры»: расположение их тел до и после смерти. Палеонтология, стратиграфия, астробиология. К 80-летию акад. А.Ю. Розанова. М.: ПИН РАН. С. 93–102.

- Барсболд Р.* 2017. Об эволюционной морфологии меловых хищных динозавров. Мат-лы 3 междунар. конф. «Современные проблемы биологической эволюции», секция «Эволюционная морфология и палеонтология». М. С. 295.
- Курочкин Е.Н.* 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. Т. 85, 3.
- Малеев Е.А.* 1974. Гигантские карнозавры семейства Tugannosauridae. Фауна и био-стратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. Тр. Совм. Сов.-Монг. Палеонтол. Экспед. М.: Наука. 1: 132–191.
- Мартинсон Г.Г.* 1982. Позднемеловые моллюски Монголии. Систематика, стратиграфия, тафономия. Тр. Совм. Сов.-Монг. Палеонтол. Экспед. 17:1–82.
- Barsbold R., Maryańska T., Osmólska H.* 1990. Oviraptorosauria / Eds D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska. The Dinosauria. P. 249–258. Univ. California press, Berkeley.
- Barsbold R.* 1998. Fighting Dinosaurs: They really fought. First Intern. Meeting on Dinosaur Paleobiology // Mus. nac. hist. nat. Lisboa, Portugal. P. 74–79.
- Barsbold R., Osmolska H., Watabe M. et al.* 2000. A New Oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first Dinosaur with a pygostyle // Acta palaeontol. Pol. 45, 2, 97–106.
- Bonaparte J.F.* 1991. Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado de la ciudad de Neuquen y cercanias, Cretacico Superior, Argentina. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. “Bernardino Rivadavia” 4:17–123.
- Chinzorig Ts., Kobayashi Y., Tsogtbaatar Kh. et al.* 2017. First Ornithomimid (Theropoda, Ornithomimosauria) from the Upper Cretaceous Djadokhta Formation of Tugrikin Shire, Mongolia // Nature. DOI:017-05272-6
- Clark J.M., Norell M.A., Chiappe L.M.* 1999. An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous at Ukhaa-Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest // Am. Mus. Novit. 3265:1–36.
- Elzanowski A.* 1999. A comparison of the jaw skeleton in theropods and birds, with a description of the palate in the Oviraptoridae / S.T. Olson (ed.). Avian Paleontology at the Close of the 20th Century: Proc. the 4th Internat. meeting of Soc. Avian paleontol. and evolution. W.D.C. Smith. Contrib. paleobiol. 89: 311–323.
- Gauthier J.* 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds / Ed. K. Padian. The origin of birds and the evolution of flight. Mem. California Acad. Sci. 8:1–55.
- Holtz Th.R.Jr.* 1995. The arctometatarsalian pes, an unusual structure of Cretaceous Theropoda (Dinosauria, Saurischia) // J. Vertebr. paleontol. 14,3:408–519.
- Holtz Th.R.Jr.* 1996. Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda) // J. paleontol. 70:536–538.
- Huene F.von.* 1914. Das natuerliche System der Saurischia // Zbl. Min. Geol. Paleontol. S. 154–158.
- Lu J., Dong Z.M., Azuma Y. et al.* 2002. Oviraptorosaurs compared to birds / Z.H. Zhou, F.C. Zhang (eds). Proc. 5 symp. soc. of Avian paleontol. and evolution. P. 175–189.
- Maryańska T., Osmolska H., Wolsan M.* 2002. Avian status for Oviraptorosauria // Acta

- paleontol. Polon. 47:97–116.
- Matthew W.D., Brawn B.* 1922. The family Deinodontidae, with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 46, 6:367–385.
- Norell M.A., Makovicky P.J.* 1997. Important features of the dromaeosaurid skeleton: Information from a new specimen // *Amer. Mus. Novitates*. 3215:1–28.
- Norell M.A., Makovicky P.J.* 1997. Important features of the dromaeosaurid skeleton: Information from a newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis* // *Amer. Mus. Novitates*. 3282:1–45.
- Osborn H.F.* 1905. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 21:259–265.
- Osborn H.F.* 1917. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Strutiomimus*, *Tyrannosaurus* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 35:733–771.
- Osborn H.F.* 1924. Three new theropods. Protoceratops zone, central Mongolia // *Amer. Mus. Nat. Hist. Novitates*. 144:1–12.
- Osmolska H.* 1976. New light on the skull anatomy and systematic position of *Oviraptor* // *Nature*. 262, 5570:683–684.
- Osmolska H., Roniewicz E., Barsbold R.* 1972. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Paleontol. Polon.* 27:103–143.
- Osmolska H.* 1993. Were the Mongolian “fighting dinosaurs” really fighting? *Rev. paleontol. Spec.* V. 7:161–162.
- Osmólska H., Currie P.J., Barsbold R.* 2004. *Oviraptorosauria* / Eds D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska. *The Dinosauria* (second edition). 7–19. Univ. California press, Berkeley.
- Ostrom J.H.* 1969. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana // *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 30:1–165.
- Ostrom J.H.* 1973. The ancestry of birds // *Nature*. 242:136.
- Ostrom J.H.* 1975a. The origin of birds // *Ann. rev. earth planet. sci.* 3:55–77.
- Ostrom J.H.* 1975b. On the origin of *Archaeopteryx* and the ancestry of birds // *Colloq. Int. CNRS* 218:519–532.
- Ostrom J.H.* 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds // *Biol. j. Linn. soc.* Vol. 8:91–182.
- Paul G.S.* 1988. *Predatory dinosaurs of the World. A complete illustrated guide.* Simon and Shuster, N-Y. 464 p.
- Sternberg R.M.* 1940. A toothless bird from the Cretaceous of Alberta // *J. paleontol.* 14 (1):81–85.
- The Dinosauria.* 2004. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska (eds). Univ. California press. Berkeley, Los Angeles, London. 861 p.
- Zanno L.E., Gillette D.D., Albright L.B., Titus A.L.* 2009. A new North American therizinosaurid and the role of herbivory in „predatory“ dinosaur evolution // *Proc. roy.*

soc. B 276, 3505–3511.

Zanno L.E., Makovicky P.J. 2011. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA 108, 232–237.

On morphological diversity in a directed development of the late predatory dinosaur (Theropoda Marsh, 1881)

R. Barsbold

Morphological diversity of the late (Late Triassic) predatory dinosaurs is quite big, and, most likely, reached its higher level during the Cretaceous period, the longest of Phanerozoic era (80 millions of years ago), that represented the time of the last and the most continuous heyday of the whole group. In the meantime on the Late Cretaceous period there goes nearly all the majority of all known diversity in the morphological evolution of theropods. This was in a large extent contributed by the development of the epoch favorable conditions to organic residues to fossilize, that were the main reason for the fossil record to be saved.

УДК 591: 597.6

РОЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ГЕОХИМИИ В МОРФОГЕНЕЗЕ АМФИБИЙ (НА ПРИМЕРЕ ДЕВИАНТНЫХ ФОРМ *RANA ARVALIS* NILSSON, 1842)

В.Л. Вершинин*, **, С.Д. Вершинина*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

**Уральский Федеральный университет, Екатеринбург

vol_de_mar@list.ru

Работа содержит анализ частоты встречаемости пяти аномальных вариаций для молодых особей в популяциях *Rana arvalis* в градиенте урбанизации, основанном на 39-летнем мониторинге. Получены данные о пиках встречаемости этих отклонений в природных условиях. Рост частоты встречаемости признаков отмечается увеличением концентрации ионов, минерализации и уровня pH. Несмотря на фрагментацию мест обитаний и продолжительную инсультацию ареалов обитания, существует параллелизм между основным направлением морфологических изменений в каждом изоляте. В то же время, распределение относительно редких аномалий может быть ограничено присутствием природных физических барьеров.

ВВЕДЕНИЕ

Морфологические аномалии амфибий их встречаемость, спектр и распространение в популяциях различных видов в мире становится все более обсуждаемым вопросом в связи с глобальным сокращением их численности и снижением биоразнообразия. Осуществляются попытки организации локального, регионального и глобального мониторинга с целью установить причины их массового проявления, выявить закономерности их флуктуаций, найти объяснение данного феномена и попытаться прогнозировать потенциальные «горячие точки». Однако этому мешает сложный характер распределения и временной динамики данного явления, что связано с эпизодическим характером их возникновения, а также непропорционально высокой долей вклада локальных факторов (Reeves et al., 2013).

В истории биосферы известны примеры резкого возрастания феноти-

пического проявления скрытой изменчивости, что связывается с вхождением группы в некогерентную фазу эволюции (Красилов, 1986). Известно (Шишкин, 2017), что как процесс вымирания, так и возникновение нового таксона сопровождаются всплеском изменчивости (терминальная неустойчивость и архаическое начальное многообразие). При высоких концентрациях ряда элементов в среде и значительных колебаниях геохимических факторов возрастают темпы эволюционных преобразований благодаря генотипическим различиям в толерантности особей в популяциях (Ковальский, 1963). Идеи о возможном влиянии геохимических параметров среды на процессы эволюции и формообразования (морфогенеза) высказывались еще начале XX в. А. Лаббэ полагал, что основные группы беспозвоночных могли сформироваться при воздействии на яйцо изменений солености и pH воды (Labbé, 1924). Современные данные свидетельствуют о том, что повышение концентраций ионов (рост минерализации), кроме повышения смертности оказывает влияние на физическую механику онтогенеза (von Dassow, Dawidson, 2011), **что может менять дефинитивные формы. Показано, что изменение ионного состава, вызывает стресс и повышение уровня кортикостерона у головастиков (Chambers, 2009), что способствует выходу в фенотип вариантов, уклоняющихся от дикого типа.**

Мозаичность геохимических параметров среды может оказаться фоновым для видообразования на очень небольшом по протяженности участке сплошного ареала. Так, защелачивание почв на острове Лорд-Хау, как следствие вулканической деятельности, привело к расхождению по времени цветения и, со временем, обособлению двух видов пальм путем симпатрического видообразования (Savolainen et al., 2006). **В условиях антропогенного загрязнения изменение pH почвы способно вызывать расхождение во времени цветения у злака – *Anthoxanthum odoratum* и репродуктивной изоляции соседних популяций (Snaydon & Davies, 1976). На примере современных биоценологических кризисов (пересыхание Арала) описана адаптивная радиация у моллюска – *Cerastoderma isthmicum*. Воздействие критической солености способствовало росту доли аномалий развития и взрывному расширению фенотипической изменчивости, превышающей пределы нормы реакции вида и отражающей коренную перестройку генофонда популяций (Андреев, Андреева, 2003).**

Уральский регион характеризуется сложной природной ландшафтной и геохимической обстановкой – состоит из множества биогеохимических провинций. Кроме того, природная геохимия осложнена наличием индустриального загрязнения, сочетающегося с урбанизацией. Амфибии – ананнии, чей онтогенез протекает в открытой среде небольших водоемов, обладающие сложным жизненным циклом и высокой проницаемостью кожи, в значительной мере зависят от внешних факторов среды, что является предпосылкой для появления девиантных морфологических форм. Акселерация

эмбриогенеза в условиях теплового загрязнения (Вершинин, 2011) и напротив, ретардация личиночного развития под действием поллютантов (Слепян, Грефнер, 1989) нарушают нормальный ход онтогенеза, способствуя гетерохрониям. Присутствие в среде эндокринных дизрапторов (Hayes et al., 2006; Skelly et al., 2010) может приводить к изменениям в гормональном фоне, что, как известно, оказывает влияние на дефинитивную морфологию скелета (Меркулова, 2011). В целом, у сеголеток остромордой лягушки 7 вариантов отклонений, составляющие 26,8% от общего числа аномалий, формируются по типу гетерохроний (Вершинин, 2017). Установлена зависимость целого ряда морфологических признаков амфибий от уровня загрязнения среды. Так, выявлена положительная высокодостоверная связь между долей сеголеток *Lissotriton vulgaris* с закрытым срединным швом черепа и уровнем минерализации поверхностных вод местообитаний (Перехрест, Трофимов, 2016), а также частотой и спектром скелетных аномалий сеголеток *R. temporaria* и минерализацией нерестовых водоемов (Неустроева, 2012). Природные, нефрагментированные популяции *R. temporaria*, населяющие естественные биогеохимические провинции, могут отличаться высокой частотой аномалий периферического скелета, но узким, в сравнении с урбанизированными территориями, спектром таких отклонений (Вершинин, 2009). Таким образом, изучение девиантной морфологии земноводных в условиях геохимической специфики фрагментированной урбанизированной территории представляет несомненный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Цель исследования – изучение встречаемости и распределения ряда аномалий на урбанизированной территории крупного мегаполиса (г. Екатеринбург) в зависимости от геохимического градиента. Для проведения сравнительных исследований на урбанизированных территориях разработана типизация урбанизированных территорий (Vershinin, 2015). Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется, главным образом, не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности. I зона – центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В данной зоне амфибии отсутствуют. II зона – районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности. III зона – малоэтажная застройка, в основном районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам. IV зона – лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки. В качестве контроля была выбрана лесная территория в 23 км от Екатеринбурга.

Ландшафтная типизация подтверждается ежегодными гидрохимическими анализами нерестовых водоемов. Гидрохимические анализы выполнены в Институте водного хозяйства и охраны водных ресурсов в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета.

Изучены городские и загородные популяции остромордой лягушки – самого эвритопного в естественных и антропогенных ландшафтах исследуемого региона вида амфибий. Общий объем материала – 17257 экз. сеголеток *R. arvalis*.

Анализ морфологических аномалий выполнен в соответствии с современными методологией, классификацией и терминологией (Henle et al., 2017). Для природных популяций был выполнен анализ территориального распространения и встречаемости пяти вариантов аномалий (из установленных 23), обладающих устойчивым (дискретным) проявлением и являющихся уникальными для популяций остромордой лягушки на исследуемой территории. Две из рассматриваемых аномалий – наиболее часто встречающиеся (Вершинин, 2017) и распространенные на урбанизированной территории: депигментация радужины и диссипация меланина. Депигментация радужины у *R. arvalis* обусловлена рецессивной мутацией (Dubois, 1968) экспрессивность и пенетрантность которой зависят от условий (Вершинин, 2004). Диссипация меланина связана с нарушением реактивности меланофоров кожи при сильном уровне загрязнения (Воронова и др., 1983). Также проведена оценка частот микрофтальмии – аномалии, связанной с дисфункцией гена интегрин, приводящей к постепенному снижению уровня всех интегринов в хрусталике и как итог – к отклонению от нормы (Симирский и др., 2013). Кроме того, проанализированы встречаемость и распространение двух сублетальных аномалий, проявляющихся после завершения метаморфоза – мандибулярная гипоплазия (редуцированная нижняя челюсть) и артрогрифоз передних конечностей (синдром неподвижных передних конечностей по Е.Е. Коваленко (Коваленко, 2000)). Полученные сведения сопоставлены с эколого-геохимическими градиентами и хронологической спецификой урбанизированной территории (Екатеринбург).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетний мониторинг состояния поверхностных вод местообитаний на территории городской агломерации Екатеринбурга свидетельствует о наличии устойчивого геохимического градиента (Вершинин, 2011), выражающегося в повышении рН, усилении общей минерализации, росте концентраций сульфатов, хлоридов и ряда других ионов (Vershinin et al., 2015).

Значительное изменение геохимии среды, благодаря аккумулирующему характеру городских экосистем, а также фрагментация местообитаний, приводящая к формированию малочисленных изолированных популяций, существенно влияют на изменение пределов популяционной фенотипической нормы, сопутствующий спектр крайних вариантов изменчивости

и частоты аномалий. Отмечено наличие прямой линейной зависимости ($R=0.988$, $F=79.1$; $p=0.01$) между общей минерализацией нерестовых водоемов и суммарной встречаемостью морфологических аномалий у сеголеток остромордой лягушки.

Наземная площадь местообитаний уменьшается с ростом урбанизации, в то время как изоляция и фрагментация среды усиливаются (Vershinin, 2002). Наличие физических (территориально-пространственных) изоляционных барьеров, также один из важных факторов формирования специфики генетической структуры и нового фенооблика популяций в условиях повышения их инбредности. Изоляты нередко характеризуются ростом гомозиготности и выходом в результате инбридинга в фенотип редких и уклоняющихся вариантов, обладающих конститутивной слабостью (Гершензон, 1941). Так, в популяциях, находящихся на территории городской агломерации, отмечен рост частоты депигментации радужины – маркера степени гомозиготности популяций от 0.19% в загородной популяции до 2.9% в популяциях селитебной части города (табл. 1).

Встречаемость диссипации меланина кожных покровов растет в градиенте урбанизированной среды от 0.06% в лесной популяции до 7.6% в отдельных популяциях многоэтажной застройки (табл. 1). Также имеет место хронографическая изменчивость встречаемости отклонений, обусловленная спецификой конкретного сезона (табл. 1). Как уже отмечалось, в целом суммарная частота морфологических аномалий в популяциях урбанизированной территории связана с уровнем загрязнения среды местообитаний.

Несмотря на прекращение потока генов между отдельными изолятами, направленность изменчивости девиантных форм по основным вариантам спектра аномалий сходна (табл. 1). При этом, если частоты морфологических отклонений связаны с локальными геохимическими особенностями местообитаний, то набор вариантов, выходящих за пределы нормы реакции скорее зависят от видовой специфики (Вершинин, 2017), нежели от состава поллютантов.

На примере адаптивной радиации и видообразования церастодерм при достижении критической солености отмечен параллелизм и векторизованность морфологической изменчивости в популяциях изолированных малого и большого Арала (Андреев, Андреева, 2003). Локальные популяции, сохраняющиеся на урбанизированных территориях, представляют собой своеобразные модельные ячейки, изолированные друг от друга, в которых также наблюдается сходная направленность морфологических трансформаций фенооблика при отсутствии обмена генетической информацией, о чем свидетельствует рост гомозиготности городских популяций (Макеева и др., 2006; Вершинин, 2004).

Наличие определенной канализированности путей эволюции, как ре-

Таблица 1. Распространение и суммарная встречаемость исследуемых аномалий у сеголеток в популяциях *R. arvalis* (в % от общего числа животных) на территории г. Екатеринбурга.

Местообитание	Зона	Минерализация (мг/дм ³)	1 (0.5-14.3)	2 (1.1-44.4)	3 (0.3-7.1)	4 (0.025-0.28)	5 (1.6-3.1)
Куйбышева	II	840.0	0.31	6.88	0	0	0.08
Белинского	II	651.0	2.21	1.47	0	0	0
Крылова	II	613.9	0.34	2.38	0	0	0
Декабристов	II	499.1	0	0	0	0	0
Ясная	II	497.3	0.31	1.23	0	0	0
Ольховка	II	443.3	0	4.0	0	0	0
Южная	II	361.0	2.9	4.0	0	0	0
ЦПКиО	III	359.1	0.38	1.95	0.76	0	0
Патрушиха	III	291.3	2.06	0.41	0	0	0
Контрольная	III	221.9	1.54	0.93	0	0	0
Самолетная	III	217.3	1.08	0.27	0	0	0
Калиновские разрезы	IV	165.2	0.32	1.05	0.16	0.08	0
Шарташ	IV	148.1	0.57	0.26	0.21	0	0
Режевской тракт	K	136.2	0.19	0.06	0.25	0.06	0.06

Примечание. 1 – депигментация радужины; 2 – диссипация меланина; 3 – мандибулярная гипоплазия; 4 – микрофтальмия; 5 – артрогрифоз передних конечностей. В скобках – пределы встречаемости аномалии за период с 1980–2016 гг. Подробные данные о положении местообитаний см. Vershinin et al., 2015.

зультата прошлой истории вида отмечалось Л.С. Бергом (1922). Повсеместность параллелизмов и конвергенции, параллельной изменчивости он связывал с упорядоченным характером онтогенеза. «Развитие идет, нередко вопреки внешним условиям, в определенном направлении в силу внутренних конституционных причин, связанных с химическим строением протоплазмы» (Берг, 1977). Вместе с тем, картина пространственного распространения редких наследственных отклонений – мандибулярной гипоплазии, микрофтальмии и артрогрифоза (табл. 1) свидетельствует о том, что их распространение в популяциях ограничено наличием физических территориальных барьеров.

ВЫВОДЫ

Геохимический фон, а также инсуляризация сплошного ареала на ряд изолятов существенно меняют популяционную норму фенооблика и сопутствующий спектр крайних вариантов изменчивости.

Расширение пределов популяционной изменчивости в отдельных городских популяциях происходит сходным образом и характеризуется ограниченностью и определенной векторизованностью.

Влияние наличия изоляционных барьеров на распространение аномалий проявляется в случае ряда редких уникальных отклонений.

Специфика спектра и частоты девиантных форм может быть использована в качестве сигнальной (индикаторной) информации об уровне стабильности онтогенеза, сокращении генетического разнообразия, снижении жизнеспособности популяций и потенциальной угрозе их существования.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-28) и программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.А03.21.0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Н.И., Андреева С.И.* 2003. О взрывном видообразовании, протекающем на наших глазах в высыхающем Аральском море. Омск: Изд-во Омского гос. пед. ун-та, 382 с.
- Берг Л.С.* 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей / Тр. географ. ин-та. Т. 1. Петербург: Гос. изд-во. 306 с.
- Берг Л.С.* 1977. Труды по теории эволюции. Л.: Наука. 388 с.
- Вершинин В.Л.* 2004. Встречаемость депигментации радужины в городских популяциях остромордой лягушки // Экология. № 1. С. 69–73.
- Вершинин В.Л.* 2009. Внешние аномалии в популяциях травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) Уральской горной страны / Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов. Ч. 2. Минск, ООО «Мэд-жик», ИП Вараксин. С. 406–409.
- Вершинин В.Л.* 2011. Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий // Вопр. герпетологии. Мат-лы 4 съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. СПб: Русская коллекция. С. 56–65.
- Вершинин В.Л.* 2017. Сравнительный анализ спектров морфологических аномалий сеголеток четырех видов лягушек (Ranidae) // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Мат-лы Всерос. конф. и школы молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского / Ред. А.Б. Поповкина, Е.Г. Потапова, Н.В. Крюкова. М.: Т-во научн. изд. КМК. С. 52–55.

- Воронова Л.Д., Голиченков В.А., Попов Д.В. и др. 1983. Реакции пигментной системы личинок земноводных на малые концентрации некоторых пестицидов // Проблемы экол. мониторинга и моделиров. экосистем. Т. 4. С. 77–90.
- Гершензон С.М. 1941. Мобилизационный резерв внутренней изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Грефнер Н.М., Слепян Э.И. 1989. Явление ретардации личиночного развития у амфибий и дисхемия пресных вод // Вопр. герпетол. Киев. С. 68–69.
- Коваленко Е.Е. 2000. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura). Автореф. дис. д.б.н. СПб. 117 с.
- Ковальский В.В. 1963. Возникновение и эволюция биосферы // Успехи совр. биол. Т. 55. Вып. 1. С. 45–67.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы эволюционного учения. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 140 с.
- Макеева В.М., Белоконь М.М., Малюченко О.П., Леонтьева О.А. 2006. Оценка состояния генофонда природных популяций позвоночных животных в условиях фрагментированного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере бурых лягушек) // Генетика. Т. 42. № 5. С. 628–642.
- Меркулова К.М. 2011. Роль тиреоидных гормонов в регуляции онтогенеза черепа испанского тритона (*Pleurodeles waltii*, Salamandridae, Urodela) // Вопр. герпетол. Мат-лы 4 съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. СПб: Русская коллекция. С. 172–177.
- Неустроева Н.С. 2012. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды. Автореф. дис. к.б.н. Казань. 22 с.
- Перехрест Е.В., Трофимов А.Г. 2016. Изменчивость краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 в градиенте урбанизации // Экология: факты, гипотезы, модели. Мат-лы конф. молодых ученых, посвящ. 170-летию В.В. Докучаева, Екатеринбург, 11–15 апреля 2016 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Гощицкий. С. 72–75.
- Симирский В.Н., Дункан М.К., Пальцев М.А., Сучков С.В. 2013. Интегрин $\beta 1$ как интегрирующий элемент в системе межклеточной кооперации, обеспечивающей поддержание прозрачности хрусталика // Докл. АН. Т. 453. № 3. С. 342–345.
- Трофимов А.Г. 2016. Межпопуляционное сравнение аномалий скелета *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771 // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биол. Вып. 3. С. 149–155.
- Шишкин М.А. 2017. Поиск организационного равновесия как движущий фактор структурных изменений // Тез. конф. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия», 22–24 ноября 2017 г., Москва. М.: ПИН РАН. С. 73–75.
- Chambers D.L. 2009. *Abiotic factors underlying stress hormone level variation among larval amphibians* / Dissertation. Blacksburg, VA (Virginia). 143 p.
- Dubois A. 1968. Sur deux anomalies de la Genouille verte (*Rana esculenta*) // Bull. soc. Linn. Lyon. V. 37. P. 316–320.

- Hayes T.B., Case P., Chui S. et al. 2006. Pesticide mixtures, endocrine disruption, and amphibian declines: are we underestimating the impact? // *Environ Health perspect.* Apr. 114 Suppl. 1. P. 1–70.
- Henle K., Dubois A., Vershinin V. 2017. Commented glossary, terminology, and synonymies of anomalies in natural populations of amphibians // *Mertensiella*. V. 25. P. 9–48.
- Labbé A. 1924. Une conception nouvelle de l'adaptation: l'allélogénèse // *Rev. sci.* № 10. P. 295–301.
- Reeves M.K., Medley K.A., Pinkney A.E. et al. 2013. Localized Hotspots Drive Continental Geography of Abnormal Amphibians on U.S. Wildlife Refuges // *PLoS ONE*. V. 8. № 11. e77467. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077467>
- Savolainen V., Anstett M.-C., Lexer C. et al. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // *Nature advance online publication*; published online 8 February doi:10.1038/nature04566
- Skelly D.K., Bolden S.R., Dion K.B. 2010. Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes // *EcoHealth*. V. 7. Is. 3. P. 374–379.
- Snaydon R.W., Davies M.S. 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environment IV. Populations of *Anthoxanthum odoratum* at sharp boundaries // *Heredity*. V. 37. 1. P. 9–25.
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L. et al. 2015. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // *Scientific Data*. 2. Art. Num. 150018. P. 1–13. doi: 10.1038/sdata.2015.18
- von Dassow M., Davidson L.A. 2011. Physics and the canalization of morphogenesis // *Phys. Biol.* V. 8 (4): 045002. doi:10.1088/1478-3975/8/4/045002

Role of spatial structure and geochemistry in amphibian morphogenesis (on the example of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 deviant forms)

V.L. Vershinin, S.D. Vershinina

An article contains an analysis of the frequencies of five anomalies variants of juveniles in populations of *Rana arvalis* in urbanization gradient that based on the 39-years of monitoring. Data on the limits of occurrence of these deviations in natural conditions are obtained. An increase in the frequencies of the features studied is noted with enlarging concentrations of ions number, mineralization and pH. Despite habitat fragmentation and the continuous area insularization, there is a parallelism of the main direction of morphological changes in every of isolates. At the same time, the distribution of relatively rare anomalies can be limited by the presence of natural physical barriers.

УДК 581.412

О БИОМОРФОЛОГИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ТРАВ И СПОСОБАХ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

Н.П. Савиных

Вятский государственный университет
savva_09@mail.ru

Изучено биоморфологическое разнообразие прибрежно-водных трав. Они существуют в основном в виде малолетников и однолетних вегетативного происхождения, замещающих много- и двулетних, однолетних, двулетних и озимых монокарпиков. Некоторые виды в зависимости от условий увлажнения и сезона года представлены разными основными биоморфами и фенобиоморфами. Определены модулы морфологической эволюции: на уровне особей – аббревиации; на уровне побегов и их частей – аббревиации и обусловленные ими пролонгации; корней – пролонгации. Отмечена роль особенностей развития монокарпических побегов в специфике габитуса малолетников и однолетних вегетативного происхождения.

Ключевые слова: жизненная форма, биологическое разнообразие, модулы морфологической эволюции, прибрежно-водные растения.

ВВЕДЕНИЕ

Биоморфологическое разнообразие определяется спектром жизненных форм обитающих в сообществе организмов, главным образом, растений. Возникновение биоморфологического биоразнообразия – ведущий фактор в формировании и обеспечении целостности растительных сообществ. Одним из условий устойчивого существования экосистемы в ранге биогеоценоза является не столько видовое разнообразие, сколько спектр жизненных форм растений и определяемое их габитусом совместное вписывание в среду (по образному выражению Н.Н. Марфенина (Марфенин, 1999)).

До середины прошлого столетия изучали в основном жизненные формы наземных трав-мезофитов в научной школе И.Г. Серебрякова с использованием его классификации (Серебряков, 1962), в которой для прибрежно-

водных и водных трав был указан один отдел «Водные травы» с подразделениями «Земноводные», «Плавающие и подводные травы». В последние десятилетия эта группа растений активно изучается¹ (Тихонова, 1975; Лапиров, 2003, 2014; Лелекова, 2006; Вишницкая, Савиных, 2008; Современные подходы..., 2008; Мальцева, Савиных, 2008; Вишницкая, 2009; Мальцева, 2009; Жмылев, Гололобова, 2009; Жмылев, Леднев, Щербаков, 2012; Журавлева, Бобров, 2012; Журавлева, Савиных, 2012; Шабалкина, Савиных, 2012; Жмылев, Карпухина, Леднев, 2013; Шабалкина, 2013; Коновалова, 2014; Савиных, 2014, 2014а, 2015, 2015а; Беляков, Лапиров, 2015; Савиных и др., 2015; Жмылев, Алексеев, Морозова, 2017; Шаклеина и др., 2017 и др.). Изучению формирования биоморфологического разнообразия, как механизмов адаптаций растений к условиям повышенной влажности, посвящены исследования последних лет (Савиных, 2014, 2015; Савиных и др., 2015; Савиных, Шабалкина, 2017, 2017а и ряд других наших работ). Цель данного сообщения – выяснение спектра модусов морфологической эволюции и их роли в формировании биологического разнообразия сообществ прибрежно-водных трав в условиях переменного увлажнения/обводнения.

МАТЕРИАЛ, ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основу методологии исследования составило представление о растении, как особой биологической системе: морфологически непрерывном организме, все части которого пространственно и физиологически связаны между собой и обособлены от других организмов (Шафранова, 1990). Жизненная форма определена согласно представлений И.Г. Серебрякова (1962), дополнений, изложенных в коллективном труде его последователей (Ценопопуляции..., 1976), и представлений Н.И. Шориной (1981) об ацентрической биоморфе. Изучена биоморфология и сезонное развитие 52 видов цветковых растений из условий переменного увлажнения/обводнения с позиций системного подхода (Серебряков, 1952), модульной организации (Савиных, 2007; Савиных, Мальцева, 2008), структурно-функциональной зональности побегов (Troll, 1964; Мусина, 1976; Борисова, Попова, 1990), моделей побегообразования (Серебрякова, 1977). В качестве модельных использованы 26 указанных по тексту видов. Полученные данные проанализированы на основе представлений Т.И. Серебряковой (1983) о модусах морфологической эволюции растений. Она на основе данных по биоморфологии цветковых растений, полученных в научной школе И.Г. Серебрякова, показала, что изменения в онтогенезе особей и побегов можно приравнять к филэмбриогенезам по А.Н. Северцову (1935); описала модусы морфологической эволюции (базальные, медиальные и терминальные пролонгации, девиации и аббревиации) на уровне отдельных побегов и целостных осо-

¹ В этом перечне работ не указаны те, которые упоминаются далее по тексту.

бей у наземных растений и возможные способы возникновения жизненных форм современных цветковых, в том числе – эдификаторов основных биомов суши. В данной работе предпринята попытка выяснения эволюционных изменений растений в линии: мезофиты – гигрогелофиты².

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние поликарпики в условиях прибрежий встречаются на возвышенных участках пойменных лугов – в местах недолгого стояния воды в половодье (*Veronica longifolia* L., *Thalictrum flavum* L., *Polygonum bistorta* L., *Geum rivale* L., *Sanguisorba officinalis* L. и др.)³. Ряд видов представлены не одной биоморфой. *Solanum dulcamara* L. при сохранении общего плана формирования побеговых систем существует в виде лиановидного полукустарника на суше и малолетника вегетативного происхождения в воде (Журавлева, Савиных, 2012). У некоторых (*Caltha palustris* L. и *Rorippa amphibia* (L.) Besser.) габитус меняется в течение вегетационного сезона, и растения существуют в виде разных фенобиоморф (Savinykh et al., 2017).

Большая часть трав – малолетники и однолетники вегетативного происхождения, замещающие многолетники и двулетники, типичные монокарпики-терофиты (Савиных, 2003, 2009). У вегетативно подвижных растений монокарпические побеги различаются по ряду признаков. Основные особенности их отражены на рис. 1. По производным почкам – монокарпические возобновления и силлептические, с неполным циклом развития (*S. dulcamara*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). Изменяется положение в пространстве у побегов *C. palustris* и *R. amphibia*, специализируются на расселении и запасе питательных веществ отдельные участки (*R. amphibia* и *Sagittaria sagittifolia* L.), расширяется спектр структурно-функциональных зон, особенно у *Petasites spurius* (Retz.) Reichb. (Шаклеина и др., 2017). Снижается степень дифференциации монокарпических побегов, особенно при рассеянном ветвлении (*Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Stellaria palustris* Retz.) и в случае участия средней зоны торможения в вегетативном расселении и возобновлении (*C. palustris*). Различны наличие и длительность фазы вторичной деятельности, поэтому растения одного вида, особенно вегетативно подвижные, существуют в виде разных биоморф, как *R. amphibia* (Шабалкина, 2013 и др.). Формирование многих особенностей прослеживается в ходе сезонного развития и побегов, и особей.

Анализ имеющихся отличий в биоморфологии прибрежно-водных растений, как изменений онтогенеза, в сравнении с травами-мезофитами позволил определить возможные модусы преобразований жизненных форм

² Экологические группы гигрогелофиты и гелофиты приняты по В.Г. Папченкову (2003) и А.Г. Лапирову (2003).

³ В скобках указаны модельные виды растений.

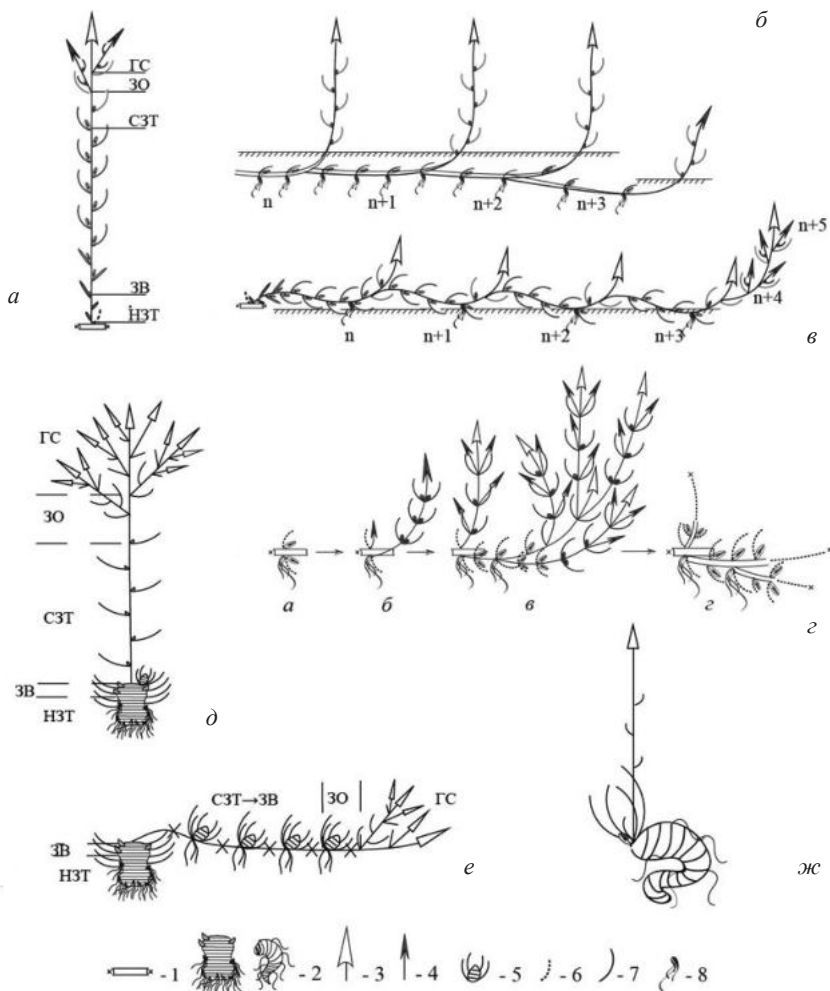


Рис. 1. Побеговые системы прибрежно-водных растений: а – структурно-функциональная зональность монокарпических побегов: НЗТ – нижняя торможения, ЗВ – возобновления, СЗТ – средняя торможения, ЗО – обогащения, ГС – главное соцветие; б – *P. australis*; в – *Solanum dulcamara*; г – *Stellaria palustris*: а – фаза почки, б – фаза вегетативного ассимилирующего побега, в – фаза бутонизации-цветения-плодоношения, г – фаза вторичной деятельности; д, е – *Rorippa amphibia*; ж – *Polygonum bistorta*. Условные обозначения: 1 – геофильная часть побега, 2 – корневище, 3 – соцветие, 4 – нарастающий побег, 5 – розеточный побег с клубнем, 6 – отмерший участок, 7 – лист срединной формации, 8 – придаточные корни. Авторы рисунков а, б, в, г, ж – И.А. Коновалова, д, е – С.В. Шабалкина.

растений при освоении условий с переменным увлажнением/обводнением и оценить их значение.

Основной модус изменений – аббревиация на уровне онтогенеза растения. Обрыв онтогенеза в виде ранней морфологической дезинтеграции у семенных и дочерних особей у растений явнополицентрических 204

(*R. amphibia*, *S. sagittifolia*, *Sparganium emersum* Rehm., *Typha angustifolia* L.) и ацентрических (*Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Stellaria palustris* Retz.) обеспечивает пролонгацию большого жизненного цикла в виде совокупности онтогенезов всех вегетативных потомков, существование растений в виде нескольких биоморф в зависимости от условий среды и фенобиоморф в течение вегетационного сезона. В результате у однолетников вегетативного происхождения сохраняется поликарпичность генет при монокарпичности рамет, что обеспечивает непрерывность существования вида во времени и в пространстве.

Аббревиация онтогенеза у моноцентрических растений приводит к возникновению замещающих кистекорневых многолетников (*Cicuta virosa* L.) и двулетников (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (Мальцева, 2009; Savinykh et al., 2017), а также монокарпиков-терофитов *V. anagalloides* Guss. (Савиных, 2006, 2015). Среди популяций последней выделяются самостоятельные однолетние виды (Клинкова, 1993).

Гетерохронии (Савиных, 2014а; Savinykh, 2015) в виде разновременного развертывания почек зоны возобновления и средней зоны торможения монокарпического побега реализуются в виде акселерации и пролонгации. Пролонгация – образование новых побеговых осей из спящих почек, по-видимому, сохранилась от исходных форм; на пойменных лугах и сплавинах она служит для поддержания особей неявнополицентрических (*P. bistorta*, *G. rivale*, *S. officinalis*) и ацентрических биоморф (*Comarum palustre* L.) в течение длительного времени на занятой территории. Аббревиация на уровне побега проявляется в сокращении фазы почки с образованием силлептических монокарпических побегов, побегов с неполным циклом развития и обеспечивает: 1) компенсацию ассимилирующей поверхности у длинопобеговых трав пойменных лугов в зоне затопления (*V. longifolia*); 2) итеративное ветвление (*S. dulcamara*, *S. emersum*, *P. australis* и др.) и обусловленные им пролонгацию на уровне побеговых систем, повышение способности к вегетативному расселению и закреплению на территории, а при сопутствующей морфологической дезинтеграции и вегетативному размножению с пролонгацией большого жизненного цикла; 3) повышение энергии семенного воспроизведения при акросимподиальном нарастании с образованием сложных синфлоресценций у полурозеточных трав (*Alisma plantago-aquatica* L., *S. sagittifolia*); 4) упрощение структурно-функциональной зональности (дедифференциацию) монокарпических побегов путем итеративного и рассеянного ветвления и обеспечение пролонгации онтогенеза (*M. trinervia*, *S. palustris*). Реализация одной почки в зоне возобновления и формирование замещающих многолетников и двулетников – также аббревиация – остановка развития побега возобновления (замещения) в фазе почки. Аббревиация в развитии органа (листа) обычна в ограничивающих фотосинтез условиях подтопления и затенения.

Девиации отдельных участков побегов привели к образованию запасных органов и специализированных диаспор как у *S. sagittifolia* (Леалекова, 2009) и *R. amphibia* (Шабалкина, 2013 и др.), что при наличии морфологической дезинтеграции обеспечило пролонгацию онтогенеза. Очевидно, что специфика жизненных форм растений в условиях переменного увлажнения/обводнения, как приспособленность их к совместному существованию, обеспечивается в основном за счет разнообразия побегов и побеговых систем.

Пролонгации в виде раннего образования придаточных корней, наряду с сохранившейся от исходных трав-мезофитов структурной функциональностью монокарпических побегов, повысили автономность на всех фазах их (побегов) развития – независимость от сформированных ранее структур, вегетативное воспроизведение и самоподдержание ценопопуляций.

С позиций основных направлений эволюции биосистем морфологическую дезинтеграцию и повышение автономности отдельных частей особи у прибрежно-водных трав можно рассматривать как ароморфоз; дедифференциацию монокарпического побега как дегенерацию; образование специализированных органов вегетативного размножения и другие изменения в строении и развитии побегов как идиоадаптации.

ВЫВОДЫ

1. Растения в условиях переменного увлажнения/обводнения представлены в основном малолетниками и однолетниками вегетативного происхождения, замещающими много- и двулетниками, однолетними, двулетними и озимыми монокарпиками. В зависимости от условий особи одного вида могут быть представлены разными основными биоморфами и фенобиоморфами.

2. В формировании габитуса прибрежно-водных трав решающее значение имеют аббревиации в развитии отдельных органов, особенно побегов, и целостных особей с последующими пролонгациями на уровне побеговых систем и всего большого жизненного цикла (жизни генеты) у явнополицентрических и ацентрических биоморф и повышение энергии семенного размножения при переходе к монокарпичности у моноцентрических.

3. Специфика габитуса малолетников и однолетников вегетативного происхождения определяется особенностями развития монокарпических побегов, их частей и целостных побеговых систем.

Исследование поддержано ФГБУ «Российский фонд фундаментальных исследований» (проект № 16-04-01073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2015. Модульная и структурно-функциональная организация видов рода *Sparganium* L. в различных экологических условиях // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 785–799.
- Борисова И.В., Попова Г.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.
- Вишницкая О.Н. 2009. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогеллофитов. Автореф. дис. к.б.н. Сыктывкар. 19 с.
- Вишницкая О.Н., Савиных Н.П. Побегообразование и структура соцветий *Comarum palustre* (Rosaceae) // Растит. рес. 2008. Т. 44. № 1. С. 3–12.
- Жмылев П.Ю., Гололобова М.А. 2009. Разнообразие жизненных форм водных сосудистых растений Европейской части России // Вестн. РУДН. Сер. экол. и безопасность жизнедеятельности. № 4. С. 5–15.
- Жмылев П.Ю., Леднев С.А., Щербаков А.В. 2012. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм // Леонид Васильевич Кудряшов Ad Memoriam. Сб. статей / Ред. А.К. Тимонин. М. С. 101–128.
- Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Леднев С.А. 2013. К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. и экол. Вып. 32. № 31. С. 137–159.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В. 2017. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна. 325 с.
- Журавлева И.А., Бобров Ю.А. 2012. Структура монокарпических побегов полукустарника *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Вестн. ТГУ. Сер. Биол. № 1 (17). С. 32–42.
- Журавлева И.А., Савиных Н.П. 2012. Жизненная форма *Solanum dulcamara* (Solanaceae) в разных экологических условиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. и экол. Вып. 25. № 3. С. 101–111.
- Клинкова Г.Ю. 1993. Заметки о систематике вероник секции *Beccabunga* (Hill.) Griseb. (*Veronica* L. *Scrophulariaceae*) Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 4. С. 112–119.
- Коновалова И.А. 2014. О жизненной форме паслена сладко-горького // Тр. 9 Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). М. Т. 1. С. 246–249.
- Лапиров А.Г. 2003. Экологические группы растений водоемов // Гидробиотаника: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиотанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 5–22.
- Лапиров А.Г. 2014. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae) // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. № 1 (25). С. 66–89.

- Лелекова Е.В. 2009. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России. Автореф. дис. к.б.н. Сыктывкар. 22 с.
- Мальцева Т.А. 2009. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов. Автореф. дис. к.б.н. Сыктывкар. 22 с.
- Мальцева Т.А., Савиных Н.П. Биоморфология *Caltha palustris* L. // Вестн. Челябинского гос. пед. ун-та. 2008. № 12. С. 257–271.
- Марфенин Н.Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Мусина Л.С. 1976. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых рзеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. Вып. 6. С. 123–132.
- Папченков В.Г. 2003. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: мат-лы Школы по гидрботанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 23–26.
- Савиных Н.П. 2003. О жизненных формах водных растений // Гидрботаника: методология, методы: Мат-лы Школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 39–48.
- Савиных Н.П. 2006. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ. 324 с.
- Савиных Н.П. 2007. Модульная организация растений. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола. Т. V. С. 15–34.
- Савиных Н.П. 2009. Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений // Тр. 8 Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). М. Т. 2. С. 173–182.
- Савиных Н.П. 2014. Дезинтеграция как модус морфологической эволюции // Modern phytomorphol. V. 5: 3 Intern. sci. conf. on plant morphol., 13–15 May 2014. Львов. С. 101–105.
- Савиных Н.П. 2014а. Морфогенез как основа гетерохроний и гетеротопий у цветковых растений // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия / Ред. С.В. Рожнов. Сер. «Гео-биологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 296–313.
- Савиных Н.П. 2015. О гигрофильной линии эволюции однолетних вероник // Горизонты гидрботаники. Ярославль: Филигрань. С. 97–111.
- Савиных Н.П. 2015а. Структурно-морфологические особенности цветковых растений в условиях переменного увлажнения // Гидрботаника 2015: мат-лы 8 Всерос. конф. с междунар. участием по водным макрофитам, п. Борок, 16–20 октября 2015 г. Ярославль: Филигрань. С. 37–41.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. 2008. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. Вып. 9. С. 227–234.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Лелекова Е.В. 2015. Биоморфологические адаптации гелофитов // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 671–681.

- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. 2017. Основные преадаптации цветковых растений к вторичному заселению водоемов // Биоморфологические исследования на современном этапе: мат-лы научн. конф. с междунар. участием «Современные проблемы биоморфологии». Владивосток, С. 164–166.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. 2017а. Формирование запасующих органов у растений в местах с переменным увлажнением в ходе эволюции // Систематика и эволюционная морфология растений: мат-лы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. М.: Изд-во: ООО «МАКС Пресс». С. 347–350.
- Северцов А.Н. 1935. Модусы филэмбриогенеза // Зоол. журн. Т. 14. № 1. С. 1–16.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука. 390 с.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высш. Школа. 577 с.
- Серебрякова Т.И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. Вып. 2. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И. 1983. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. Т. 44. № 5. С. 579–593.
- Современные подходы к описанию структуры растения. 2008 / Ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров. 355 с.
- Тихонова В.Л. 1975. Горец змеиный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ. Вып. 2. С. 29–35.
- Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). 1976. М.: Наука. 215 с.
- Шабалкина С.В. 2013. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli: сем. *Cruciferae* Juss. Автореф. дис. к.б.н. Сыктывкар. 19 с.
- Шабалкина С.В., Савиных Н.П. 2012. Биоморфология *Rorippa amphibibia* (*Brassicaceae*) // Растительные рес. Т. 48. № 3. С. 315–325.
- Шаклеина М.Н., Шабалкина С.В., Савиных Н.П. 2017. К биоморфологии *Petasites spurius* (*Compositae*) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. и экол. № 3. С. 112–123.
- Шафранова Л.М. 1990. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биол. Т. 51. № 1. С. 6–7.
- Шорина Н.И. 1981. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука. С. 213–232.
- Savinykh N.P. 2015. Modularity as a basis of heterochronies and heterotopies in flowering plants // Paleontol. j. Т. 49. № 14. С. 1657–1666.
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V., Maltseva T.A. 2017. Structural organization of semi-rosette hygrophelophytes // Wulfenia. V. 24. P. 258–266.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. B. 1. Jena: Fischer Verlag. 615 p.

About biomorphological diversity of coastal-aquatic herbs and methods of its formation

N.P. Savinykh

Biomorphological diversity of coastal-water grasses was studied. They exist mainly in the form of juveniles and annuals of vegetative origin, replacing many- and biennials, annual, biennial and winter monocarpicles. Some species, depending on the conditions of moistening and the season of the year, are represented by different basic biomorphs and fenobiomorphs. Modes of morphological evolution are defined: at the level of individuals – abbreviations; at the level of shoots and their parts - abbreviations and the prolongations caused by them; roots v prolongation. The role of features of development of monocarpic shoots in the specificity of the habit of juveniles and annuals of vegetative origin is noted.

Key words: life form, biological diversity, modes of morphological evolution, coastal-aquatic plants.

УДК 57.065; 573.22;575.8: 576.12+7; 577.48+482; 574.001.4

О СИСТЕМАТИКЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ШКАЛЕ ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ИСТОРИЧЕСКИХ ПУТЕЙ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

Г.А. Савостьянов

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
(ИЭФБ РАН) Санкт-Петербург
genasav38@mail.ru*

Предлагается параметрическая классификация элементарных единиц многоклеточности (гистионов), имеющая вид периодической таблицы. Она позволяет измерять развитие гистионов и прогнозировать его. Кроме того, она компактно отражает обширную феноменологию развития, выводя ее из немногих начал, тем самым позволяет сжимать информацию. Множество содержащихся в таблице гистионов представлено также в виде круговой диаграммы и показано, что для адекватного рассмотрения этого множества необходимо использовать по меньшей мере пять масштабов.

Ключевые слова: многоклеточность, элементарные единицы многоклеточности, гистионы, разделение труда, развитие, параметрическая систематика, периодическая таблица, масштабы рассмотрения развития.

В настоящее время систематизация многообразия организмов проводится в основном путем построения качественных генеалогических деревьев, сводимых иногда в круговые диаграммы (Adl et al., 2012). Такие системы постоянно меняются и перестраиваются. К тому же они не имеют параметров для количественной оценки развития. Это не позволяет прогнозировать и измерять развитие и понять причины его цикличности.

Поэтому уже давно высказывается мысль, что для систематики нужны другие, более основательные параметры, а сама система должна быть не генеалогической, а параметрической и иметь форму периодической таблицы (Любищев, 1980; Попов, 2008 и др.). При этом она должна давать возможность прогнозировать и измерять развитие и отражать его основные закономерности. Предполагается, что такая система должна

строиться в рамках номогенетической теории развития (Соболев, 1924; Берг, 1977).

Однако пока такой теории не разработано, соответственно нет и параметров для измерения развития и построения параметрических систем в виде периодических таблиц. Многочисленные попытки их создания применительно к многоклеточным организмам являются интуитивными, качественными и, по сути, лишь имитируют таблицу элементов Д.И. Менделеева. Причина этого заключается в отсутствии представлений об элементарных репрезентативных единицах многоклеточности (аналогах элементов), а также в отсутствии меры их развития (аналоге порядкового номера элемента).

Для поиска таких единиц и меры их развития нами был предпринят новый подход к изучению эволюции (Savostyanov, 2015, 2016a; Савостьянов, 2016б). Он заключается в моделировании развития, протекающего на основе процедуры «разделения труда» в минимальной единице идеализированного сообщества. При этом рассматривался только междисциплинарный аспект этой процедуры без всякой привязки к конкретной природе развивающегося сообщества. Тем самым была предпринята попытка построить общую теорию и унифицированную методологическую платформу для изучения любых систем, если их развитие протекает на основе разделения труда. В настоящей работе излагается суть этого подхода и полученных результатов, а также дается их дальнейшая разработка на примере становления и развития идеализированной многоклеточности.

СУТЬ НОВОГО ПОДХОДА. ГИСТИОНЫ И ИХ ПАРАМЕТРЫ

Для количественного описания процессов специализации и интеграции были введены необходимые понятия, отражающие суть процедуры разделения труда (функций). Прежде всего, это понятия о наборе исполнителей (клетки, обозначенные кружками), а также о перечне L функций, подлежащих разделению (обозначаются буквами). Важными являются также понятия о трех режимах выполнения этих функций. Первым и исходным является режим автономного выживания (РАВ), когда функции выполняются только для себя и потенциалы к разделению не имеют (рис. 1, верхняя клетка нулевого столбца, функции обозначены строчными буквами). Вторым является режим, допускающий специализацию (РДС). В этом режиме функции за счет открытий и нововведений (сопоставляемых с ароморфозами) приобретают генеративные потенциалы к разделению (рис. 1, нулевой столбец, потенциалы обозначены цифрами над прописными буквами). Число функций, которые приобрели потенциалы, будем обозначать параметром m . Третьим является режим, в котором приобретенные потенциалы реализуются путем превращения в структурны (цифры над буквами в кружках), благодаря чему клетки переходят в режим осуществляемой специализации (РОС). Параметр n показывает число функций, реализовавших потенциалы и ставших специализированными. Возникающие специализированные клет-

номера строк m	номера столбцов (n)				
	0	1	2	3	5
0	0 abcde 0 0 0 0				
1	1 1 1 A 0 0 0	2 bcde 0 0 0 0 1	0 1 0 1		
2	3 1 2 1 AB 0 0	4 3 2 1 A B 0 0	1 2 1 1	5 0 1 2 1 A B C 0 0 0 3	
3	6 1 3 2 1 ABC 0 0 0	7 3 2 1 A BC 0 0	3 3 2 1	8 1 3 2 1 A B C de de de 0 6 0 6	
4	10 1 4 3 2 1 ABCD 0 0 0 0	11 6 4 3 1 A BCD 0 0	12 3 7 4 3 A B C D e e e e	13 1 4 3 6 A B C D e e e e	14 1 10 0 10 A B C D e e e e
5	15 1 5 4 3 2 1 ABCDE 0 0 0 0	16 10 4 1 A BCDE 0 0	17 6 9 6 3 A B C D E CDE CDE	18 3 12 6 6 A B C D E DE DE	19 1 14 4 10 A B C D E E E
				20 1 15 0 15 A B C D E E E	

Рис. 1. Периодическая таблица гистионов с различными вариантами разделения функций между клетками. В нулевой ячейке – исходная клетка-универсал (кружок), выполняющая все функции (обозначены строчными буквами) в режиме автономного выживания (РАВ) и только для себя. Номера строк m показывают число функций, приобретших генеративные потенциалы клетками нулевого столбца (обозначены прописными буквами при кружках, число потенциалов показано цифрами над буквами). Номера столбцов n показывают число функций, реализовавших структурные потенциалы и ставших специализированными (обозначены прописными буквами внутри кружков). Левые и правые цифры над этими буквами показывают число нереализованных и реализованных структурных потенциалов соответственно. Этот же параметр n показывает число специализированных клеток гистиона. Цифры в левом верхнем углу ячеек обозначают порядковые номера N гистионов. Цифры в левом нижнем углу ячеек – общее число H изотопов. Цифры в правой части ячеек показывают сверху вниз число нереализованных и реализованных генеративных, а также нереализованных и реализованных структурных потенциалов.

ки интегрируются с целью обмена «товарами» и услугами в элементарные единицы многоклеточности, названные гистионами (на рис. 1 они показаны в ячейках таблицы). Такая специализация и интеграция исполнителей сопоставляется с идиоадаптациями.

Смена режимов выполнения функций (т. е. изменение величины m и n путем приобретения и реализации потенциалов) составляет два вида элементарных актов развития гистионов. Важно подчеркнуть, что на стадии описания состава и структуры гистионов природу разделяемых функций уточнять не требуется, это станет актуальным на стадии интерпретации полученных результатов.

Процедура разделения труда в гистионах регламентируется набором аксиом, которые можно менять, моделируя развитие гистионов в различных условиях (Savostyanov, 2015, 2016a; Савостьянов, 2016б, в). Приведем для примера две таких аксиомы: 1) каждая клетка может специализироваться на выполнение только одной какой-либо функции; 2) все клетки гистиона имеют по равному числу партнеров. В зависимости от набора аксиом возможно построение различных множеств гистионов, различающихся составом и структурой и адаптированных к различным условиям.

Итак, гистионы – это элементарные единицы многоклеточности, представляющие собой новый объект теории развития. Важно отметить, что их параметры m и n являются экспериментально проверяемыми. По смыслу и значению гистионы сопоставимы с понятием элемента в химии. Именно они и подлежат сведению в периодические таблицы.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ ГИСТИОНОВ

С помощью предложенных параметров m и n можно находить общее число актов развития гистионов и, тем самым, характеризовать это развитие количественно. Так, общее число S потенциалов, приобретенных всеми функциями гистиона, равно:

$$S = 1/2 (1 + m)m \quad (1)$$

Тогда общее число N всех актов развития, осуществленных гистионом, равно:

$$N = 1/2 (1 + m)m + n \quad (2)$$

Это – важный новый параметр, впервые полученный для характеристики прогрессивного развития гистионов. Он является аналогом атомного номера элементов.

ЗАКОН ПЕРИОДИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ГИСТИОНОВ

С помощью параметра N установлено, что в развитии гистионов действует закон периодичности развития, согласно которому при **монотонном** росте числа N **актов развития гистионов** число n **их специализированных исполнителей периодически изменяется**. В соответствии с этим законом монотонно возрастающая последовательность чисел N (актов развития) разбивается точками **сингулярности** на отдельные интервалы,

которые представляют собой циклы развития. Эти точки соответствуют периодически возникающим одиночным и полным нереализованным потенций родоначальникам с нулевым значением n . Таким образом, по мере развития гистионов регулярно повторяются этапы их усложнения и упрощения. Так мы впервые получаем объяснение цикличности (периодичности) развития. Отметим, что такая цикличность характерна для развития различных систем и неоднократно отмечалась историками, социологами, экономистами и культурологами.

ПОСТРОЕНИЕ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ТАБЛИЦЫ ГИСТИОНОВ

На основании выявленной периодичности строится количественная параметрическая система гистионов в виде трехмерной периодической таблицы (рис. 1). Ее формальной основой является треугольник Паскаля, поэтому она обладает всеми его свойствами. В ней m обозначает номер строки, n – номер столбца, N – порядковый номер ячейки с гистионом (указывается в верхнем левом углу ячеек). В ячейке с нулевыми значениями m и n находится исходный гистион. Каждый столбец таблицы объединяет гистионы с одинаковым числом n членов. Каждая строка отражает цикл развития гистионов с одинаковым значением m , предельное число гистионов цикла определяется величиной $m+1$. Развитие в циклах характеризуется параллелизмом. Каждый цикл начинается с нулевого столбца с сингулярным родоначальником, полным потенций, а завершается их реализацией с формированием гистиона из терминально специализированных исполнителей, число n которых становится равным m . При этом по мере роста m длина каждого последующего цикла (число стадий развития внутри цикла) возрастает на единицу. Предельное число циклов (периодов) таблицы определяется величиной L .

Общее число Z гистионов всей таблицы, с учетом исходного (нулевого) гистиона, равно:

$$Z = 1/2 (m+1)m+m+1 \quad (3)$$

Эти гистионы различаются параметрами m , n и N , но не отражают возможное разнообразие качественного состава функций, вовлеченных в разделение. Такие гистионы мы будем называть архетипными. Их общее число Z является важным показателем предельно возможного разнообразия архетипов таблицы. Например, для таблицы на рис. 1 этот показатель равен 21.

Наряду с учетом общего числа N актов развития архетипных гистионов, построенная таблица может учитывать и качественный состав наборов функций, вовлекаемых в разделение. Именно этот учет делает таблицу трехмерной. Так, для ячеек таблицы возможно множество H гистионов с одинаковым значением N , но различающихся качественным составом функций в РДС и РОС. Это – изотопные гистионы, являющиеся вариантами архетипов. Для каждой ячейки таблицы это множество H также определяется параметрами m и n и равно:

(4)

Общее число гистионов в ячейках с учетом изотопов указывается в их нижнем левом углу. Число таких гистионов, возможных во всей строке (цикле развития), равно 2^m . При этом поскольку в каждой последующей строке гистионов в два раза больше $H = C_m^n$ предыдущей, то во всей таблице общее число $H_{ген}$ гистионов равно:

(5)

Это число составляет генеральное множество возможных гистионов трехмерной таблицы.

Отметим две ее важных особенности: 1) $H_{ген} = \sum_{m=0}^m 2^m$ если все нечетные числа гистионов окрасить в серый, а четные – в белый, то образуется треугольник Серпинского. Различаются ли гистионы этих групп биологическими свойствами, еще предстоит выяснить; 2) с ростом m таблицы число Z архетипных гистионов растет в арифметической, а общее число $H_{ген}$ всех гистионов – в геометрической прогрессии. Поэтому очень скоро архетипы начнут составлять незначительное меньшинство. Например, при $m=5$ общее число гистионов таблицы на рис. 1 составляет 63, из которых 21 (т.е. 33%) являются архетипами, а остальные 42 являются изотопами (вариантами архетипов). Но уже при $m=10$ архетипы будут составлять 3%, а при $m=20$ – только 0.01%. В дальнейшем доля архетипов снизится еще больше. Таким образом, периодическая таблица впервые позволяет вычислять долю архетипов в возможном многообразии всех гистионов и оценить, насколько эта доля мала.

Важно также подчеркнуть, что множество гистионов каждой ячейки делится на m пересекающихся подмножеств (объединенных групп), имеющих хотя бы одну общую функцию или признак (Савостьянов, 2016а, б). Примером такой группы могут служить члены какого-либо таксона, как, скажем, хордовые, членистоногие и т. д. Число членов $H_{об}$ такой группы для каждой ячейки равно:

(6)

Число членов таких групп в рамках каждой строки в два раза меньше их общего числа и показывает предельное разнообразие объединенных гистионов (скажем, разнообразие $H_{об} = C_{m-1}^{n-1}$ за) или предельное число тактов диахронного развития (с $H_{об} = C_{m-1}^{n-1}$ за).

В заключение отметим, что поскольку периодическая таблица гистионов построена в рамках аксиоматического подхода, она является номогенетической. Изменение аксиоматики дает возможность строить и другие варианты периодических таблиц гистионов, в том числе из исполнителей

с независимым происхождением, как, скажем, у лишайников (Savostyanov, 2015, 2016a; Савостьянов, 2016б).

ЗАКОН СОХРАНЕНИЯ ПОТЕНЦИЙ

Общее число S потенциалов у гистионов в ячейках каждой строки зависит только от величины m и определяется в соответствии с выражением (1). Это означает, что в рамках каждого цикла действует закон сохранения потенциалов, согласно которому **в развитии гистионов при неизменном m и любом значении n общее число потенциалов остается постоянным, меняется лишь соотношение генеративных и структурных, реализованных и нереализованных потенциалов.**

Из этого закона вытекает важное следствие: в развитии гистионов неизбежно происходит разделение исполнителей на креативные и некреативные (к примеру, в эмбриогенезе происходит деление клеток на стволовые и нестволовые). Это происходит по следующей причине. Поскольку в цикле развития с неизменным m доля нереализованных генеративных потенциалов падает, а число специализированных клеток гистиона растет, то возникает момент, когда потенциалов на всех не хватает, и начинают возникать клетки без потенциалов. Вследствие этого доля клеток с потенциалами в гистионах падает, а без потенциалов – растет. Функции без потенциалов у таких клеток на рис. 1 обозначены нулями. При этом в прогрессивном развитии гистионов в рамках каждой строки динамика потенциалов определяется параметрами m и n и поддается количественному описанию. В аналитической и графической формах такая динамика была показана нами ранее (Savostyanov, 2016a; Савостьянов, 2016б). В приведенной на рис. 1 периодической таблице число различных потенциалов на каждом этапе развития гистиона показано в правой части ячеек.

Отметим теперь, что деление исполнителей на креативные и некреативные также является общим свойством процедуры разделения труда, поэтому подобное деление должно проявляться во всяком сообществе, развивающемся на этой основе. Такие проявления известны как неспециализированные предки в филогенезе, пассионарии в этногенезе, креативное меньшинство в социумах, и т. д.

О ДВУХ ВИДАХ РАЗВИТИЯ

Полученная трехмерная таблица отражает два вида развития: прогрессивное и девиантное. Прогрессивное заключается в движении гистиона по столбцам и строкам таблицы с изменением архетипных параметров m , n и N . В девиантном эти параметры не меняются, а происходит движение по изотопной координате таблицы, т. е. выбор и реализация изотопов.

Рассмотрим прогрессивное развитие. При движении исполнителей вниз по нулевому столбцу происходит приобретение потенциалов за счет ароморфозов, т. е. открытий и инноваций. Например, таким путем первичные планктонные одноклеточные с $m=0$ увеличивали значение этого параметра

тра, открывая возможности существовать в колониях, затем разделить функции между соматической и половой частями, а далее – между экто-, энто- и мезодермой, и т. д. В данном перечне значение m было увеличено от нуля до 5, а общее число S приобретенных потенций стало равным 15. Заметим, что возможно движение и вверх по столбцу с потерей потенций.

Реализация потенций происходит при движении гистиона по строкам таблицы с изменением параметра n и, соответственно, N . В нулевом столбце находятся полные потенций сингулярные родоначальники с минимальным в рамках цикла значением N . По мере движения вправо возникают гистионы с возрастающим значением N . В середине строк они проходят описанную ранее зону адаптивного максимума. При этом, как было сказано, происходит разделение клеток на стволовые и нестволовые. Возможен и регресс со смещением гистиона влево, что будет означать тактическое отступление от достигнутого уровня развития. Но если он не происходит, то строки заканчиваются гистионами из терминально специализированных клеток, реализовавших все потенции. Такие гистионы могут нейтрализовать максимальное количество помех, затрудняющих осуществление всех функций.

Однако такие гистионы имеют и слабую сторону: деятельность их членов зарегулирована и жестко регламентирована (никакой свободы и инициативы). В результате у таких гистионов адаптивные способности к изменениям среды сведены к нулю. Поэтому они могут существовать лишь в стабильной, привычной для себя среде и разрушаются при ее изменении. Таким образом, конец строки – опасная зона, чреватая гибелью данного и началом нового цикла развития, снова стартующего с одиночного родоначальника. При этом если увеличения числа потенций не произошло, цикл повторится в строке с тем же значением m . В случае увеличения запаса потенций за счет очередного ароморфоза родоначальник окажется в ячейке № 21 в начале следующей строки с $m=6$, станет обладателем 21 потенции и положит начало новому, более длинному циклу развития, и т. д. Заметим, что возможен также переход в строку с меньшим значением m , что будет означать стратегическое отступление от достигнутого уровня развития.

Перейдем теперь к девиантному развитию. Поскольку изотопы по сравнению с архетипами находятся в подавляющем большинстве, именно их реализация и составляет основу репертуара развития. Поэтому так важен учет качественного состава функций, вовлеченных в разделение. Параметры L и m позволяют учесть это обстоятельство и ввести понятие о направлениях развития. Для каждого архетипа оно определяется выбором комбинации функций, подлежащих разделению. Так, предельное число возможных комбинаций функций и направлений развития для нулевого столбца таблицы находится как число сочетаний C из L по m .

При этом для каждой выбранной комбинации число последовательностей

приобретения функциями потенциалов равно числу перестановок $m!$ (читается как m факториал). Несмотря на то, что часть таких комбинаций может оказаться бессмысленной, в рамках общего рассмотрения развития никаких ограничений на комбинаторику мы пока налагать не будем.

Тогда найденное число комбинаций в начале строки ограничивает «архаическое или ювенильное многообразие» и показывает число возможных архаллакисов, т. е. направлений развития. В частности, здесь зарождаются и испытываются на адекватность условиям среды все возможные варианты гистионов, из которых затем отбираются направления эволюции, дающие известные царства организмов и их последующих таксонов. То же происходит и в общественном развитии в периоды смут.

Направления развития могут изменяться и позже, в каждой ячейке, по мере продвижения гистионов по строкам вправо с изменением n и N . Это происходит за счет движения гистиона только по изотопной координате таблицы и может сопровождаться перераспределением потенциалов между функциями в РДС. Это может проявляться в различных девиациях, ценогенезах, гетерохрониях и гетеротопиях. Для такого развития общее число сочетаний функций будет находиться в соответствии с (4). Это число будет соответствовать возможной варибельности множества всех гистионов с заданными m и n . Число сочетаний для подмножества гистионов объединенных групп будет находиться в соответствии с (6). Это число будет отражать возможную варибельность гистионов в рамках объединенных групп, связанных хотя бы одной общей функцией (как, скажем, у членов таксона).

Оба вида развития (прогрессивное и девиантное) поддаются измерению. Так, из численных значений m и n гистиона можно, в соответствии с (2) находить величину его N , т. е. степень прогрессивного развития. Разрешима и обратная задача – по значению N можно находить величины m и n гистиона. Точно также по составу изотопа можно находить его номер на изотопной координате, а по номеру – находить его состав. Подход к решению этой задачи предложен Н.Е. Тимошевой (2004).

Оба вида развития могут комбинироваться, давая сложные траектории пробегания гистионом строк, столбцов и изотопной координаты периодической таблицы. Это означает, что в рамках таблицы возможна реализация множества генеалогических деревьев, что обесценивает их как основу систематики.

Итак, трехмерная таблица содержит генеральное множество всех возможных (в рамках принятой аксиоматики) гистионов, из которых большинство составляют архетипы, а большинство – изотопы. Повторим, что главный вклад в развитие вносит девиантная изменчивость. Поэтому большая часть изменений в развитии носит не прогрессивный, а девиантный характер. Применительно к биологии можно сказать, что она отражает пространство логических возможностей для всей Биосферы. Таблица

компактно отражает обширную феноменологию развития (цикличность, направленность, параллелизмы и т. д.), выводя ее из немногих начал, тем самым сжимает информацию.

Доказательства реальности гистионов применительно к становлению и развитию многоклеточности, а также примеры измерения их развития были даны нами ранее (Savostyanov, 2015, 2016a; Савостьянов, 2016б, в). Предложенные подходы к такому измерению можно использовать для оценки развития и других сообществ, основанных на разделении труда.

О МАСШТАБАХ ДЛЯ РАССМОТРЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Сейчас предлагается три масштаба такого рассмотрения: мега-, макро- и микроэволюция (Гринин, Марков, Коротаев, 2008). Но достаточно ли этих масштабов? В наиболее наглядной форме ответ на этот вопрос можно получить, если множество всех направлений развития, содержащихся в рамках периодической таблицы, представить в виде круговой диаграммы. В двухмерном укрупненном и огрубленном виде она приведена на рис. 2. В верхней части рисунка показано формирование родоначальника, который затем помещается в центр диаграммы и порождает различные направления развития (секторы диаграммы) в виде деревьев. Число таких направлений (секторов) равно числу m функций, получивших потенции (для учета последовательности их получения диаграмма должна быть трехмерной). Число стволов и ветвей каждого дерева определяются числом H изотопов, а их длина – величиной N . Стволы и ветви состоят из отдельных циклов прогрессивного развития. Циклы разделены точками сингулярности и упорядочены по возрастанию N . Концентрическими кругами, проходящими через точки сингулярности, обозначаются уровни, на которых в результате ароморфозов происходит увеличение значения m (т. е. числа функций, вовлеченных в развитие и приобретших потенции). На радиальной шкале в левой части диаграммы откладываются значения m , n и N , она служит для измерения всего прогрессивного развития. Интервалы этой шкалы, заключенные между двумя ближайшими окружностями, служат для оценки развития в рамках отдельных циклов. На дугах откладываются значения H , они служат для измерения девиантного развития. Для компактности и ясности диаграммы гистионы в рамках циклов не показаны, а их строение дается в упрощенном виде, при этом их функции в РАВ, РДС и их потенции не приводятся.

Исходный (нулевой) родоначальник с $m=5$ порождает пять различных направлений развития (ради компактного представления диаграммы показан только один вариант генеалогии и распределения потенций). А далее в рамках каждого направления формируются объединенные группы изотопных гистионов. Связи между гистионами различных уровней показывают родственные отношения. Из этой диаграммы следует, что для описания развития гистионов необходимы не три, а, по меньшей мере, пять различных масштабов. Это наглядно показано строением диаграммы.

В целом со всеми секторами она соответствует трехмерной периодической таблице, включает все направления (все стволы и ветви деревьев, т.е. все таксоны), все циклы развития (без их детализации) и учитывает реализацию генерального множества гистионов, находящегося в соответствии с (5). Применительно к биологии можно сказать, что подобное множество гистионов в полном виде реализуется царствами многоклеточных организмов Биосферы в целом. Это множество составляет репертуар «тераэволюции».

Отдельные направления развития являются лишь частью (секторами) диаграммы и отражают возможность реализации гистионов лишь из объединенных групп, число которых в два раза меньше их общего числа в полной таблице. Это означает, что направления в рамках сектора соответствуют трехмерному варианту таблицы с уменьшенным числом изотопов до одной объединенной группы (скажем, типа в биологии). Очень сильно огрубляя, можно сказать, что эти деревья в рамках сектора отражаются масштабом «гигаэволюции».

Уменьшим масштаб в очередной раз. Совокупность циклов без реализации изотопов, представляет собой линию (ствол без ветвей) от начала до конца развития, т.е. от нулевого до максимального значения N . Например, от нулевого родоначальника до гистиона состава ABCDE, находящегося на пятом уровне первого сектора диаграммы на рис. 2. Этот ствол состоит из m циклов развития и включает в себя только множество Z архетипных гистионов, находимых в соответствии с (3) и входящих уже лишь в двухмерные варианты периодических таблиц (т. е. без изотопов). Такие направления отражают репертуар «мегаэволюции» и реализуется менее крупным таксоном.

Далее следует масштаб, включающий уже лишь отрезки стволов, заключенные между двумя ближайшими окружностями, т. е. отдельные строки таблиц или циклы развития. Каждая из этих строк на рис. 2 представлена интервалом (циклом), в котором величина n принимает значения от 0 до m . Число гистионов в циклах равно $m+1$. Реализация таких циклов составляет репертуар макроэволюции, т. е. репертуар развития еще более мелкого таксона.

Наконец, небольшие изменения гистионов в рамках цикла (строки таблицы) в окрестностях какой-либо ячейки составляют репертуар микроэволюции.

Таким образом, приведенная круговая диаграмма впервые показывает принципиальную возможность количественного представления многообразия направлений развития и его масштабов, а также доли архетипных гистионов и их вариантов. Параметры m , n , N и H , на которых она построена, сохраняют свое значение при любом распределении потенциалов и любой генеалогии, и поэтому именно их следует использовать для систематики. Предложенная диаграмма с лежащей в ее основе периодической таблицей может служить моделью при построении подобных диаграмм для систематики, измерения и прогнозирования развития реальных сообществ (орга-

низмов), основанных на разделении труда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен вариант номогенетической теории развития, построенной путем формализованного анализа интердисциплинарного аспекта процедуры разделения труда. Введение понятия гистиона как элементарной единицы многоклеточности, получение его параметров и меры развития открыло возможность создания модели параметрической системы различных сообществ в виде периодической таблицы. Она компактно представляет обширную феноменологию развития, выводя ее из немногих начал, и отражает два новых закона: закон периодического развития и закон сохранения потенциалов. Параметры таблицы допускают содержательную интерпретацию и пригодны для прогнозирования и измерения двух видов развития: прогрессивного и девиантного. Кроме того, таблица показывает наличие в середине ее строк зоны адаптивного максимума. Поэтому оптимальная стратегия развития заключается в опережающем росте m (открытий и нововведений), чтобы при любом потребном увеличении n всегда иметь возможность пребывания в зоне адаптивного максимума.

Построенная на основе периодической таблицы круговая диаграмма впервые показывает принципиальную возможность количественного представления многообразия направлений развития. Из этой диаграммы следует, что для его рассмотрения необходимо не три (как это предполагается сейчас), а по меньшей мере пять различных масштабов. Диаграмма включает шкалу и предлагает параметры для измерения многообразия в рамках этих масштабов.

В целом теория разделения труда, периодическая таблица и круговая диаграмма составляют унифицированную платформу для изучения развития сообществ различной природы, если их развитие протекает на основе разделения функций.

Работа выполнена в рамках гос. задания АААА-А18-118012290373-7 по теме «Механизмы формирования физиологических функций в фило- и онтогенезе и влияние на них эндогенных и экзогенных факторов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции. Л., Наука. 388 с.
- Гринин Л.Е., Марков А.В., Коротаев А.В. 2008. Макроэволюция в живой природе и обществе. М., ЛКИ/URSS. 248 с.
- Любичев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., Наука. 281 с.
- Попов И.Ю. 2008. Периодические системы и периодический закон в биологии. Т-во научн. изд. КМК, СПб – М., 223 с.
- Савостьянов Г.А. 2016б. Возникновение стволовых клеток в развитии многоклеточности и их количественная характеристика // Цитология. 58(8): 577–593.
- Савостьянов Г.А. 2016в. Теория разделения труда (без доверия между партнерами) // Эволюция. Срезы, правила, прогнозы / Под ред. Л.Е. Гринина, А.В. Коротаева. Волгоград, Учитель. С. 155–183.
- Соболев Д. 1924. Начала исторической биогенетики. Симферополь, Гос. изд-во Украины. 203 с.
- Тимошевская Н.Е. 2004. О нумерации перестановок и сочетаний для организации параллельных вычислений в задачах проектирования управляющих систем // Изв. Томского политехн. ун-та. 307(6): 18–20.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane Christopher E. et al. 2012. The Revised Classification of Eukaryotes // J. eukaryotic microbiol. 59(5): 429–493.
- Savost'yanov G.A. 2015. Unified approach to estimation of progressive and deviant development based on the analysis of division of labor // Paleontol. j. 49(14): 1667–1680. DOI: 10.1134/S0031030115140154
- Savostyanov G.A. 2016a. On the elementary units of multicellularity and their classification in the shape of a Periodic Table // Paleontol. j. 50(13): 1519–1528. DOI: 10.1134/S0031030116130104

On the systematic of morphological diversity and scale for measuring of the historical ways of its formation

G.A. Savostyanov

A parametric classification of elementary units of multicellularity (histions) is proposed, which has the form of a periodic table. It allows you to measure the development of histories and predict it. In addition, it compactly reflects the vast phenomenology of development, deriving it from a few beginnings, thereby allowing you to compress information. The set of histiols contained in the table is also presented in the form of a pie chart and it is shown that at least five scales should be used to adequately consider this set.

Key words: multicellularity, elementary units of multicellularity, histions, division of labor, development, parametric systematics, periodic table, scales of consideration of development.

УДК 573.2.01

ЭМБРИОНИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

А.А. Нотов

Тверской государственный университет
anotov@mail.ru

Специфика модульных организмов обусловила разнообразие жизненных циклов. Реализация различных форм эмбрионизации значительно увеличила его уровень. Редукция одного или двух поколений способствовала существенному преобразованию циклов и организации бионтов. Рассмотрены основные модусы эволюции жизненных циклов модульных организмов, сопряженные с процессами эмбрионизации онтогенеза. Оценена роль этих модусов в разных систематических группах.

Ключевые слова: эмбрионизация, модульная организация, модульные организмы, онтогенез, жизненный цикл, эволюция, теоретическая биология

ВВЕДЕНИЕ

Благодаря активному развитию **evo-devo** и **сопряженных с ним экологических исследований** усилился интерес к комплексному изучению жизненных циклов (ЖЦ) и их эволюции (Gerrienne, Gonez, 2011; Miglietta, Cunningham, 2012; Qiu et al., 2012; Niklas et al., 2014; Cock et al., 2014; Галактионов, 2016; Benesh, 2016; Bowman et al., 2016; Rescan et al., 2016; Scott, Rescan, 2017 и др.). Объектами специального анализа стали механизмы переключения программ развития и демографические характеристики ЖЦ (Leclère et al., 2007; Coelho et al., 2011; Fuchs et al., 2014; Sanders, Cartwright, 2015; Bowman et al., 2016; Horst, Reski, 2016; Rescan et al., 2016; Kenrick, 2018 и др.). В этой связи возникает необходимость обобщения материалов о разнообразии ЖЦ и модусах их эволюции. Для понимания путей и механизмов его формирования необходимо изучение процессов эмбрионизации (Э) онтогенеза (Jägersten, 1972; Вагин, 1979; Хохряков, 1978, 1981). Э играла важную роль в эволюции ЖЦ модульных организмов (Notov, 2012). Актуально выявление основных модусов трансформации ЖЦ и характера реализации

этих преобразований в разных таксонах.

ФЕНОМЕН Э ОНТОГЕНЕЗА

Представления об Э сформировались на зоологическом материале. Эволюционные преобразования, сопряженные с повышением надежности прохождения ранних стадий онтогенеза, И.И. Шмальгаузен (1938) назвал эмбрионализацией, а А.А. Захваткин (1949) – Э. При этом «стадии и процессы, протекавшие постэмбрионально, то есть вне материнского организма... вторично приобретают значение эмбриональных стадий и процессов, протекающих под защитой материнского тела (или специально выделяемых им оболочек)...» (Захваткин, 1949, с. 389–390). Защищенность начальных этапов развития обуславливает Э онтогенеза, которая проявляется в расширении границ эмбрионального периода благодаря включению последующих стадий. При этом, как правило, выпадают определенные фазы, редуцируются личиночные формы, происходит упрощение и ускорение эмбрионального развития, автономизация онтогенеза (Северцов, 2005; Озернюк, Исаева, 2016). Уже на этапе формирования общих представлений, стала очевидна сложность данного феномена, который интегрирует разные процессы и явления (Федотов, 1966; Поливанова, 1979; Тихомирова, 1991; Иванова-Казас, 1995, 1996; Северцов, 2005 и др.). Существенно дополнили характеристику Э работы ботаников (Хохряков, 1975, 1978, 1981). У цветковых растений выявлены аналоги «плацентарности», рассмотрена специфика проявления феномена у низших и высших растений (Хохряков, 1978, 1981), что подтвердило многообразие проявлений феномена. Обозначена проблема сопряженного преобразования материнского и дочернего организмов, обоснована целесообразность выделения у растений вегетативной Э (Хохряков, 1981).

Разноплановость феномена и его эволюционная роль определяют актуальность комплексного и фронтального изучения Э в разных группах живых организмов. Захваткин называл Э «столбовой дорогой эволюции онтогенеза» (цит. по: Северцов, 2005, с. 243). В качестве одного из основных направлений эволюции онтогенеза она рассматривается и в других работах (Хохряков, 1981; Северцов, 2005 и др.). Однако современные исследования немногочисленны и выполняются в основном на зоологических объектах (Шатров, 2003; Захваткин, 2008; Васильева и др., 2012; Чайка, Широков, 2016 и др.). Анализ основных путей и способов Э целесообразно проводить на базе представлений о двух основных типах организации – модульном и унитарном (Нотов, 1999; Гатцук, 2008; Notov, 2011 и др.) Для выявления специфики процессов Э в этих группах необходим учет особенностей репродуктивных систем и онтогенеза модульных организмов (Нотов, 1999, 2010; Notov, 2015, 2016).

СПЕЦИФИКА Э У МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Открытые ростовые системы модульных организмов обеспечивают

органическое единство процессов эмбриогенеза, морфогенеза и репродукции, широкое распространение вегетативного и бесполого размножения (Иванова-Казас, 1977, 1996; Батыгина и др., 2006; Исаева, 2010; Нотов, 2010; Батыгина, 2014; Notov, 2015 и др.). Эмбриогенез слабо обособлен от постэмбриональной стадии развития. Его «продолжают» новые морфогенетические циклы, а формирование организма происходит в течение всей его жизни (Нотов, 1999; Гатцук, 2008). В этом смысле иногда говорят о «хроническом» эмбриогенезе модульных. Модульные организмы представляют все основные типы структурной организации и характеризуются разной степенью морфологического и анатомического расчленения тела, различным уровнем целостности (Notov, 2011). **Все это определяет различные проявления Э.** Классические примеры Э у семенных растений в общих чертах достаточно сходны с аналогичными процессами у унитарных животных. Однако многие варианты Э модульных характеризуются лишь отдельными ее свойствами. Так, например, усиление защиты может выражаться только в развитии на материнском бионте, но без каких-либо дополнительных защитных структур. При простом строении дочернего бионта упрощение и выпадение определенных фаз проявляется нечетко. В подобных случаях (например, варианты редукции одного из поколений у водорослей или грибов) и сам эмбриональный период практически не выражен (Нотов, 2010). Тем не менее, анализ этого многообразия вариантов интересен с позиций выявления тенденций, способствовавших становлению феномена Э.

Продолжающийся в течение всей жизни организма морфогенез стал основой для реализации процессов «вегетативной Э», в результате которой у растений сформировались аксиллярный комплекс, брахибласты, спорофиллы (Хохряков, 1981). Циклический морфогенез обусловил цикличность интеграционных процессов (Notov, 2016), в том числе и связанных с Э, которая могла проходить неоднократно. У сосудистых растений «зародыш оказался эмбрионизированным... дважды или даже трижды» (Хохряков, 1981, с. 34).

Открытый рост, циклический морфогенез и специфический онтогенез модульных организмов способствовали формированию значительного разнообразия ЖЦ (Жукова, 1983; Нотов, 2010; Notov, 2011). Широкое распространение получили сложные ЖЦ с чередованием поколений (форм развития) (Нотов, 2010; Notov, 2011). Только у модульных объектов встречаются циклы со сменой двух и более поколений, трех ядерных фаз, реализуются все основные формы мейотической редукции (зиготическая, гаметическая, спорическая, соматическая) (Петров, 1986; Белякова и др., 2006). Разные поколения (бионты) существенно отличаются по функциям, образу жизни, степени развития и самостоятельности (Notov, 2011, 2012). Полный онтогенез представляет совокупность частных онтогенезов разных поколений (бионтов, форм развития) данного вида (Жукова, 1983). Сложные ЖЦ являются удобными модельными объектами для изучения процессов Э и эво-

люции ЖЦ (Нотов, 2010; Notov, 2012).

ОСНОВНЫЕ МОДУСЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЖЦ

В связи с существенными различиями по уровню организации и степени структурной сложности Э проявлялась у модульных организмов с разной полнотой. Не все ее компоненты реализовались в равной мере. Уровень их сопряженности также различен. Среди обязательных тенденций можно отметить следующие: 1) укрепление связи с материнским организмом и потеря автономности; 2) ускорение развития (акселерация, неотения); 3) редукция и упрощение организации дочернего бионта. Специфика их реализации определяет направление преобразования жизненного цикла. Важнейшим результатом Э является редукция или утрата определенных элементов ЖЦ.

При выяснении модусов эволюции ЖЦ учтены тип цикла и характер редукционных процессов. В сложных циклах могли редуцироваться одно или два разных поколения. Выделены следующие общие модусы: 1) редукция поколения в циклах с чередованием двух поколений (I); 2) редукция одного или двух поколений в циклах с чередованием трех поколений (II); 3) редукция в циклах с дополнительными генерациями и стадиями развития (III) (табл. 1). В соответствии с достигнутым уровнем редукции выявляются стадии трансформации ЖЦ: а) поколения изоморфны и автономны; б) гетероморфны и автономны; в) гетероморфны и соподчинены; г) в результате редукции поколение утрачено. Анализируемый ЖЦ можно связать с определенным общим модусом трансформации и установить стадию его преобразования (табл. 1). Специфика вариантов ЖЦ характеризуется с помощью формулы (Нотов, 2010; Notov, 2012). Формула отражает состав и связи между компонентами цикла, указывает ядерные фазы бионтов (табл. 1). Представленные в цикле компоненты (поколения, формы развития) определенных ядерных фаз обозначают следующим образом: D – диплобионт, H – гапlobионт, DC – дикариобионт. Для характеристики их соотносительного уровня развития и степени самостоятельности используют соответствующие знаки и символы. Изоморфные автономные поколения разделяются запятой, гетероморфность отражается знаком «>». Соподчиненные бионты приводятся в скобках (табл. 1). Для разных поколений одной ядерной фазы применяются индексы, обозначающие порядковый номер бионта (например, D_1 ; D_2). Для разных генераций используют дробные индексы ($D_{1,1}$, $D_{1,2}$).

Значительное разнообразие вариантов ЖЦ модульных организмов позволило получить ряды, детализирующие общие модусы (табл. 1). В некоторых случаях ряды оказались полными и представляют почти все стадии трансформации ЖЦ (a–d). Они выявлены у высших растений (Embryobionta), кишечнополостных (Cnidaria), красных водорослей (Rhodophyta). У растений, грибов и животных проявились сходные моду-

Таблица 1. Некоторые модусы и варианты трансформации ЖЦ модульных организмов, сопряженные с процессами Э

Таксоны	Модусы и варианты
I	$B_1, B_2 [a] \rightarrow B_1 > B_2 [b] \rightarrow (B_1 > B_2) [c] \rightarrow B_1 [d]$
PLANTAE	Phaeophyta $D[m], H[m] \rightarrow D[m] > H[m] \rightarrow D[m]$ <i>Dictyota</i> <i>Macrocystis</i> <i>Fucus</i> $\rightarrow H[m] > D[m]$ <i>Cutleria</i>
	Embryobionta $? \{D[m], H[m]\} \rightarrow D[m] > H[m] \rightarrow D[m] > H[m'] \rightarrow (D[m] > H[m''])$?Rhyniophyta Tracheophyta Tracheophyta (cryptogamic) (seminal) $\rightarrow ? \{H[m] > D[m']\} \rightarrow (H[m] > D[m''])$ Bryophyta
FUNGI	$D[m], H[m] \rightarrow (H[m] > D[m''])$ Chytridiomycetes Zygomycetes $\rightarrow D[m'']$ Oomycetes $? \{H[m] > D[m]\} \rightarrow (H[m] > D[m'']) \rightarrow D[m''']$ Ascomycetes <i>Saccharomyces</i> $\rightarrow (DC[m] > H[m]) \rightarrow DC[m'']$ Basidiomycetes <i>Ustilago</i>
ANIMALIA	Cnidaria $D_1[m] > D_2[u] \rightarrow (D_1[m] > D_2[u]) \rightarrow D_1[m]$ Coronata $\rightarrow (D_2[u] > D_1[m']) \rightarrow D_2[u]$ <i>Bougainvillia</i> <i>Pelagia</i>
II	$B_1, B_2, B_3 [a] \rightarrow B_1 > B_2, B_3 [b] \rightarrow (B_1 > B_2), B_3 [c] \rightarrow (B_1 > B_2) > B_3 [c] \rightarrow (B_1 > B_2 > B_3) [c] \rightarrow (B_1 > B_3) [d]$
PLANTAE	Rhodophyta $? \{H[m] > D_1[m'], D_2[m]\} \rightarrow H[m], D_2[m]$ <i>Acrochaetum</i> $(H[m] > D_1[m'']), D_2[m] \rightarrow (H[m] > D_1[m'']) > D_2[m'] \rightarrow (H[m] > D_2[m'']) \rightarrow (H[m] > D_2[m''])$ <i>Polysiphonia</i> <i>Nemalion</i> <i>Liagora</i> <i>Rhodophysema</i> $\rightarrow (H[m], D_2[m] > D_1[m']) \rightarrow (H[m] > D_2[m] > D_1[m''])$ <i>Audouinella</i> <i>Batrachospermum</i>
III	$B_1 \rightarrow B_{1,1}, B_{1,2}, B_{1,3} \dots$
FUNGI	Basidiomycetes $(H[m] > DC_1[m']), (DC_{2,1}[m] > D_{2,1}[m'']), (DC_{2,2}[m] > D_{2,2}[m'']), \dots$ <i>Puccinia</i>
ANIMALIA	Rhizocephala $D_{1,1} \text{♀} [u], D_{1,1} \text{♂}_1 [u], D_{1,1} \text{♂}_2 [u], D_{1,1} \text{♂}_3 [u] \dots, (D_{2,1} \text{♀} [m'] > D_{2,1} \text{♂}_1 [u''], D_{2,1} \text{♂}_2 [u''], D_{2,1} \text{♂}_3 [u''] \dots)$ <i>Polyascus polygenea</i> (<i>Sacculina polygenea</i>)

Примечание. I–III – основные модусы эволюции и их общие схемы: I–II – редукция поколения в циклах с чередованием двух или трех и более поколений соответственно; III – редукция в циклах с дополнительными генерациями и стадиями развития (личинокными формами); a–d – этапы трансформации: a – поколения изоморфны и автономны, b – гетероморфны и автономны, c – гетероморфны соподчинены, d – поколение утрачено. Для вариантов модусов приведены формулы циклов, отражающие состав и связи между их компонентами. B – бионт (поколение, фаза развития), D – диплобионт, DC – дикариобионт,

сы. Особенно часто происходила редукция одного из поколений, которая стала магистральным направлением эволюции (Notov, 2012). В реализации основных модусов выявляется параллелизм. Модус I неоднократно осуществлялся во всех царствах эукариотических организмов (табл. 1). Модус II, в связи с более ограниченным распространением ЖЦ со сменой двух и более поколений отмечен только у красных водорослей и базидиомицетов.

В качестве эмбрионируемого бионта могли выступать поколения со всеми возможными вариантами ядерных фаз. Редукция диплобионта происходила у мохообразных, кишечнополостных, оомицетов, гаплобионта – у сосудистых растений, бурых водорослей, некоторых групп грибов, дикариобионта – у аскомицетов. У сосудистых растений редукция гаплобионта стала магистральной линией эволюции. У высших грибов также редуцировалось гаплоидное поколение (Белякова и др., 2006).

В некоторых случаях уровень редукции одного из поколений достигал стадии, при которой точная гомологизация структур становится практически невозможной. Примеры таких преобразований можно найти у семенных растений, некоторых красных и бурых водорослей (Виноградова, 1977; Перестенко, 1985; Петров, 1986; Белякова и др., 2006; Батыгина, 2014). Такая трансформация была сопряжена с изменением биологических особенностей и репродуктивной стратегии. Оказалось возможным сопряжение онтогенезов трех разных поколений. При соматической редукции гаметофит формируется на тетраспорофите, а карпоспорофит – на гаметофите (виды *Batrachospermum* Roth, *Lemanea* Sirodot, non Bory, *Prasiola stipitata* Suhr ex Jessen).

Редукция одного из поколений могла сопровождаться существенной трансформацией модульной организации (табл. 1). Зародышевый мешок и мужские гаметофиты цветковых растений практически полностью утратили черты модульной организации. Редуцированные поколения красных водорослей и базидиомицетов иногда достигают стадии одно- или двухклеточной структуры. Модульная организации утрачена у таких компонентов ЖЦ как карпоспорофит (Rhodophyta), базидия (диплоидная фаза развития Basidiomycetes), спорогон (спорофит Bryophyta).

H – гаплобионт, D₁; D₂ – разные бионты одной ядерной фазы, D_{1,1}, D_{1,2} – последовательные генерации или стадии развития бионта. Запятой отделены изоморфные бионты; > – доминирование одного из поколений, () – бионты соподчинены; {} – формула гипотетического жизненного цикла; → – возможные направления преобразования цикла. В курсивных квадратных скобках указан тип организации: *m* – модульная, *u* – унитарная, *m'*, *m''*, *m'''*, *u''* – разные уровни преобразования типичной организации.

Утрата подчиненного поколения могла приводить к формированию «вторично простых» ЖЦ. Такие циклы встречаются у некоторых бурых водорослей, оомицетов, кишечнополостных, базидиомицетов (табл. 1). В сложных циклах модульных животных, представляющих тип Cnidaria, произошло подавление развития одного из диплоидных поколений. У отдельных представителей редуцировалось колониальное полипоидное (виды родов *Bougainvillia* Lesson, *Campanularia* Lamarck), а других медузоидное поколение (Coronata) (Наумов и др., 1987). У паразитических головневых грибов (пор. Ustilaginales) сформировался вторично простой дикариотический тип ЖЦ (Jackson, 1944; Дьяков и др., 2005).

В результате кардинальной трансформации ЖЦ у некоторых модульных организмов могло полностью исчезнуть поколение с модульной организацией. Это привело к появлению вторично унитарных живых существ (Novotov, 2016). Стадия развития с модульной организацией была утрачена при выпадении полипоидного поколения (отряд Trachylida, представители рода *Pelagia* Péron et Lesueur). Интересны также отдельные примеры вторичного приобретения модульной организации унитарными животными. Они отмечены у корнеголовых ракообразных (Rhizocephala) на эндопаразитической стадии ЖЦ (Озернюк, Исаева, 2016). При этом существенно трансформируется организация практически всех компонентов ЖЦ (табл. 1). Признаки ракообразных проявляются только на личиночных стадиях (науплиус, циприс). Личинка женского пола в организме хозяина трансформируется в почкующуюся колониальную интерну, которая формирует многочисленные экстерны (редуцированные бластозооиды). Личинки мужского пола внедряются в экстерну и редуцируются до линии сперматогенных клеток. Ассоциировавший их колониальный женский организм становится мультиклональной химерой (табл. 1) (Озернюк, Исаева, 2016). Это пример модуса III, который сопряжен, как правило, с переходом к паразитизму. У паразитических базидиомицетов (виды рода *Puccinia* Pers.: Pers.) может формироваться несколько дикариотических генераций, существенно увеличивающих общее число потомков. При этом диплобионт подвергается крайней редукции и преобразуется в двуклеточную телеитоспору.

Актуальна оценка роли основных модусов эволюции ЖЦ у модульных организмов. Для этого необходима систематизация материала о реализации этих модусов в различных типах ЖЦ и у представителей разных таксонов.

РОЛЬ МОДУСОВ В РАЗНЫХ ГРУППАХ МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

При анализе данных о разнообразии ЖЦ модульных организмов выявлено 14 типов, представляющих основные варианты сочетания ключевых характеристик ЖЦ. Среди них число чередующихся ядерных фаз и поколений, структурно-биологические особенности каждого поколения, включая

ядерную фазу, степень развития и автономности (табл. 2). Предложенная схема в полной мере отражает также все возможные варианты ЖЦ унитарных организмов, хотя у них представлено лишь 3 типа из 14 (Нотов, 2010; Notov, 2012). Разные элементы отмеченных выше основных модусов были реализованы у модульных организмов в 11 типах ЖЦ (табл. 2). Выявлено еще два типа ЖЦ, в которых встречаются варианты, в разной степени связанные с редуцированными преобразованиями. Часть вариантов можно трактовать как вторично упрощенные циклы (Id), являющиеся финальной стадией преобразования циклов с редуцирующимися поколениями. Не исключено, что другие варианты (Ia) могли выступать в качестве начальных стадий таких рядов, при которых компоненты циклов еще автономны (табл. 2).

Модульные растения представляют практически весь спектр типов ЖЦ, в разной степени сопряженных с основными модусами трансформации (табл. 2). Около половины всех типов этого спектра можно обнаружить у грибов. У модульных животных представлено только два типа, что обусловлено встречаемостью у них только гаметического типа мейотической редукции. Сложные циклы формировались у них благодаря дифференциации диплоидных поколений. После достижения более высокого уровня организации у растений и грибов редукция одного из поколений стала магистральным направлением эволюции. Для групп, традиционно относимым к высшим грибы и высшим растениям (табл. 2), редукция одного из поколений играла ключевую роль, а разные аспекты Э проявились наиболее полно. Автономизация ранних стадий развития в данном случае оказалась сопряженной еще с одним модусом эволюции онтогенеза – его рационализацией (Северцов, 2005).

Получены лишь предварительные данные о роли процессов Э в эволюции ЖЦ модульных организмов. Детальный анализ сопряженных модусов преобразований имеет фундаментальное значение. Он является ключом к пониманию механизмов формирования разнообразия ЖЦ и будет способствовать изучению номотетического аспекта эволюции. Выявляемые многочисленные параллелизмы, кардинальные преобразования типа организации и структуры ЖЦ можно рассматривать как уникальный фактологический материал для решения многих общебиологических проблем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, специфика открытых ростовых систем модульных организмов обусловила разнообразие ЖЦ. Э онтогенеза стала универсальным механизмом их преобразования. Редукция одного или двух поколений способствовала существенной трансформации ЖЦ и организации бионтов. В ряде случаев были утрачены специфические особенности мо-

дульной организации и сформировались вторично простые ЖЦ. Реализация различных форм Э значительно увеличила уровень разнообразия ЖЦ. Осуществление основных модусов эволюции ЖЦ происходило параллельно в разных группах модульных организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б.* 2014. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: ДЕАН. 764 с.
- Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н.* 2006. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых. СПб.: СПбГУ. 134 с.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л.* 2006. Ботаника: в 4 т. Т. 1–2: Водоросли и грибы. М.: Академия. Т. 1. 320 с. Т. 2. 320 с.
- Вагин В.Л.* 1979. Вопросы эволюционной морфологии животных. Казань: Казан. гос. ун-т. 220 с.
- Васильева А.Б., Поярко Н.А., Иидзука К.* 2012. Особенности развития костного скелета когтистых тритонов (*Onychodactylus*, Hynobiidae) в связи с эмбрионизацией онтогенеза // Зоол. журн. Т. 91. № 11. С. 1302–1314.
- Виноградова К.Л.* 1977. Отдел Красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений. Т. 3. М.: Просвещение. С. 192–250.
- Галактионов К.В.* 2016. Эволюция и биологическая радиации трематод: краткий очерк идей и мнений // Тр. ЗИН РАН. Т. 320. № 5. С. 74–126.
- Гатцук Л.Е.* 2008. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. № 25 (85). С. 29–41.
- Дьяков Ю.Т., Шнырева А.В., Сергеев А.Ю.* 2005. Введение в генетику грибов. М.: Академия. 306 с.
- Жукова Л.А.* 1983. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. Т. 44. № 3. С. 361–374.
- Захваткин А.А.* 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Сов. наука. 395 с.
- Иванова-Казас О.М.* 1977. Бесполое размножение животных. Л.: ЛГУ. 240 с.

- Иванова-Казас О.М.* 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука. 565 с.
- Иванова-Казас О.М.* 1996. Бластогенез, кормогенез и эволюция // Биология моря. Т. 22. № 5. С. 285–294.
- Исаева В.В.* 2010. Разнообразие онтогенезов у животных с бесполом размножением и пластичность раннего развития // Онтогенез. Т. 41. № 5. С. 340–352.
- Наумов Д.В., Пастернак Ф.А., Гинецинская Т.А.* 1987. Тип Кишечнополостные (Coelenterata), или Стрекающие (Cnidaria) // Жизнь животных. 2-е изд., перераб. Т. 1. М.: Просвещение. С. 154–227.
- Нотов А.А.* 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 60–79.
- Нотов А.А.* 2010. Репродуктивные системы модульных организмов: пути и способы повышения надежности // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 19. № 27. С. 83–128.
- Озернюк Н.Д., Исаева В.В.* 2016. Эволюция онтогенеза. М.: КМК. 407 с.
- Перестенко Л.П.* 1985. О жизненных циклах у Rhodophyta // Ботан. журн. Т. 70. № 6. С. 761–770.
- Петров Ю.Е.* 1986. Эволюция циклов развития у водорослей. Л.: Наука. 61 с.
- Поливанова Е.Н.* 1979. Эмбрионизация онтогенеза, происхождение эмбриональных линек и типы развития насекомых // Зоол. журн. Т. 43. № 9. С. 1269–1280.
- Северцов А.С.* 2005. Теория эволюции. М.: Владос. 380 с.
- Тихомирова А.Л.* 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука. 169 с.
- Федотов Д.М.* 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука. 403 с.
- Хохряков А.П.* 1975. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука. 202 с.
- Хохряков А.П.* 1978. Эмбрионизация в эволюции растений // Журн. общ. биол. Т. 39. № 5. С. 671–684.
- Хохряков А.П.* 1981. Эволюция биоморф растений. М.: Наука. 168 с.
- Чайка С.Ю., Широков В.Н.* 2016. Зависимость этапов эмбрионального и постэмбрионального развития головных ганглиев от степени эмбрионизации насекомых // Приоритетные научные направления: от теории к практике. № 32-1. С. 17–20.
- Шатров А.Б.* 2003. К вопросу об основах онтогенеза членистоногих (Arthropoda) и его морфологическом выражении // Энт. обзор. Т. 82. № 2. С. 511–525.
- Шмальгаузен И.И.* 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: АН СССР. 144 с.
- Benesh D.P.* 2016. Autonomy and integration in complex parasite life cycles // Parasitology. V. 143. № 14. P. 1824–1846.
- Bowman J.L., Sakakibara K., Furumizu C., Dierschke T.* 2016. Evolution in the cycles of life // An. rev. genet. V. 50. P. 133–154.
- Cock J.M., Godfroy O., Macaisne N. et al.* 2014. Evolution and regulation of complex life

- cycles: a brown algal perspective // *Cur. opinion plant biol.* V. 17. № 1. P. 1–6.
- Coelho S.M., Godfroy O., Arun A. et al. 2011. Genetic regulation of life cycle transitions in the brown alga *Ectocarpus* // *Plant signal. behavior.* V. 6. № 11. P. 1858–1860.
- Fuchs B., Wang W., Graspentner S. et al. 2014. Regulation of polyp-to-jellyfish transition in *Aurelia aurita* // *Current biol.* V. 24. № 3. P. 263–273.
- Gerrienne P., Gonce P. 2011. Early evolution of life cycles in embryophytes: a focus on the fossil evidence of gametophyte/sporophyte size and morphological complexity // *J. system. evol.* V. 49. № 1. P. 1–16.
- Horst N.A., Reski R. 2016. Alternation of generations – unravelling the underlying molecular mechanism of a 165-year-old botanical observation // *Plant biol.* V. 18. № 4. P. 549–551.
- Jägersten G. 1972. Evolution of the metazoan life cycle. L.; N-Y.: Academic press. 282 p.
- Kenrick P. 2018. Changing expressions: a hypothesis for the origin of the vascular plant life cycle // *Philos. trans. roy. soc. B: Biol. sci.* V. 373. № 1739. Art. 20170149.
- Leclère L., Schuchert P., Manuel M. 2007. Phylogeny of the *Plumularioidea* (Hydrozoa, Leptothecata): evolution of colonial organisation and life cycle // *Zool. scrip.* V. 36. P. 371–394.
- Miglietta M.P., Cunningham C.W. 2012. Evolution of life cycle, colony morphology, and host-specificity in the family *Hydractiniidae* (Hydrozoa, Cnidaria) // *Evolution.* V. 66. P. 3876–3901.
- Niklas K.J., Cobb E.D., Kutschera U. 2014. Did meiosis evolve before sex and the evolution of eukaryotic life cycles? // *BioEssays.* V. 36. № 11. P. 1091–1101.
- Notov A.A. 2011. Modular organization – a model for biological research // *Wulfenia.* V. 18. P. 113–131.
- Notov A.A. 2012. Modes of embryonation in the evolution of the ontogenesis of modular organisms // *Wulfenia.* V. 19. P. 15–21.
- Notov A.A. 2015. Homeosis and evolution of modular organisms // *Paleontol. j.* V. 49. № 14. P. 1681–1690.
- Notov A.A. 2016. Pseudocyclic transformation in the evolution of modular organisms and the problem of the integrity of biological systems // *Paleontol. j.* V. 50. № 13. P. 1510–1518.
- Qiu Y.-L., Taylor A.B., McManus H.A. 2012. Evolution of the life cycle in land plants // *J. syst. evol.* V. 50. № 3. P. 171–194.
- Rescan M., Lenormand T., Roze D. 2016. Interactions between genetic and ecological effects on the evolution of life cycles // *Am. natur.* V. 187. № 1. P. 19–34.
- Sanders S.M., Cartwright P. 2015. Patterns of wnt signaling in the life cycle of *Podocoryna carnea* and its implications for medusae evolution in Hydrozoa (Cnidaria) // *Evol. devel.* V. 17. № 6. P. 325–336.
- Scott M.F., Rescan M. 2017. Evolution of haploid-diploid life cycles when haploid and diploid fitnesses are not equal // *Evol.* V. 71. № 2. P. 215–226.

The embryonization of ontogenesis and the evolution of modular organisms' life cycles

A.A. Notov

The specificity of modular organisms caused of a wide variety of life cycles. The implementation of various forms of embryonization significantly increased its level. Reduction of one or two generations contributed to a significant transformation of cycles and the organization of bionts. The main evolution modes of the life cycles of modular organisms associated with the processes of embryonization of ontogenesis are considered. The role of these modes is estimated in different taxonomic groups.

Keywords: embryonization, modular organization, modular organisms, ontogenesis, life cycle, evolution, theoretical biology

Научное издание

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии:
онтогенез и формирование биологического разнообразия

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2018 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова

Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при финансовой поддержке программы Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»
(координатор академик А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 30 октября 2018 г.
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 11. Усл. п. л. 12. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 586