

Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»

Научно-образовательный центр ПИН РАН
Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

МОРФОГЕНЕЗ

В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ:
СИММЕТРИЯ И АСИММЕТРИЯ

Москва
ПИН РАН
2013

ISBN 978-5-903825-37-0

УДК 562/569

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия.

Отв. ред. С.В. Рожнов.

Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».

Москва, ПИН РАН, 2013. 330 с. (122 ил.).

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

ISBN 978-5-903825-37-0

Редакционный совет серии:

академик А.Ю. Розанов

академик Н.Л. Добрецов

академик Н.А. Колчанов

чл.-корр. РАН А.В. Лопатин

д.б.н. Н.В. Пименов

д.б.н. А.Г. Пономаренко

чл.-корр. С.В. Рожнов

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-37-0

© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2013

© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие. С.В. Рожнов</i>	4
<i>Л.В. Белоусов. Симметричные преобразования в развитии организмов</i>	6
<i>В.В. Исаева. Преобразования симметрии в онтогенезе и эволюции</i>	22
<i>Ю.Л. Войтеховский. Симметрия, асимметрия, диссимметрия и энантиоморфизм полиэдрических форм</i>	44
<i>М.А. Марков, А.В. Марков. Компьютерное моделирование онтогенеза организмов с разными типами симметрии</i>	54
<i>Г.А. Савостьянов. Дефекты строения регулярных клеточных мозаик и их возможное функциональное значение</i>	70
<i>М.С. Афанасьева, Э.О. Амон. Симметрия в скелетах радиолярий: правила и исключения</i>	89
<i>И.А. Косевич. Симметрия в колониях текатных гидроидов (Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae): переход от радиальной симметрии к билатеральной</i>	105
<i>С.В. Рожнов. Двусторонняя симметрия в онтогенезе и при регенерации у ругоз (Cnidaria; палеозой)</i>	125
<i>Л.А. Вискова. Феномен энантиоморфии у морских мшанок</i>	145
<i>Г.А. Афанасьева. Нарушение билатеральной симметрии у брахиопод</i>	165
<i>С.В. Рожнов. Историческое развитие симметрии иглокожих: от первичной билатерально-асимметричной метамерии к пентамерии</i>	181
<i>А.В. Смирнов. Особенности симметрии голотурий (Echinodermata: Holothuroidea) в связи с их педоморфным происхождением</i>	204
<i>А.Н. Соловьёв. Симметрия, асимметрия и диссимметрия у морских ежей</i>	232
<i>С.В. Рожнов, Г.В. Миранцев. Аберрантные формы каменноугольных морских лилий Московского бассейна</i>	241
<i>Э.И. Воробьёва. Симметрия и асимметрия в формировании эндоскелета тетраподоподобных конечностей</i>	263
<i>Г.О. Черепанов. Закономерности развития роговых щитков панциря черепах: симметрия и асимметрия</i>	276
<i>Е.М. Максимова. Функциональная асимметрия одного из типов нейронов сетчатки при видимой симметрии его морфологии</i>	293
<i>В.В. Исаева, Е.Л. Сумина, Д.Л. Сумин. Преобразования симметрии в морфогенезе сообществ нитчатых цианобактерий (Prokaryota) и культивируемых клеток некоторых metazoa (Eukaryota)</i>	304
<i>С.В. Полева. Важнейшие этапы формирования различных слоев и участков спородермы цветковых растений</i>	320

Этот сборник содержит статьи, написанные по итогам конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия», которая прошла в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН в 2012 г. и была организована совместно с Институтом биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН. Конференция задумывалась как конкретизация одной из наиболее важных и интересных проблем современной сравнительной морфологии, биологии развития и палеонтологии в рамках запланированной серии конференций «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии». Первая конференция была посвящена разнообразным общим и частным проблемам морфогенеза в индивидуальном и историческом развитии. Она показала большой интерес биологов самых разных направлений к этой проблеме. Успех первой конференции позволил запланировать серию конференций под такой шапкой, посвященных различным аспектам морфогенеза и сформулировать основную цель проведения этих конференций. Эта цель, по мнению многих участников конференции, заключается в объединении исследований морфологов, палеонтологов, эмбриологов, биологов развития, молекулярных биологов и генетиков в изучении путей и механизмов становления формы организмов в онтогенезе и их изменений в филогенезе. Это направление бурно развивается во всем мире под именем эволюционной биологии развития (EvoDevo). Задачей проведения серии конференций под общим названием «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» является организация дискуссионной площадки для обмена информацией в этой области между биологами разных направлений, привлечение новых специалистов к этой тематике и передача опыта старшего поколения молодым ученым. Последний пункт особенно важен, так как основы современной биологии развития были заложены в первые десятилетия XX в. трудами выдающихся российских ученых – Н.К. Кольцова, И.И. Шмальгаузена, Д.П. Филатова и М.М. Завадовского. Более того, несмотря на относительно недавнее выделение эволюционной биологии развития в самостоятельное направление современной биологии, она имеет длительную предшествующую историю, начальные этапы которой в России связана с именами И.И. Мечникова, А.О. Ковалевского, А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена. Труды этих российских исследователей могут быть основой для более широкого и нестандартного подхода к проблемам эволюционной биологии развития, связанных не с формальным во многих отношениях кладистическим инструментарием, а с построением более гибких и широких онтогенетических моделей морфогенеза и их преобразований в течение филогенеза.

Проведенная конференция была посвящена одному из центральных вопросов морфогенеза – исследованию симметрии и асимметрии в биологических процессах, поискам «неизменного в изменяющемся», инвариантным преобразованиям в развитии организмов и их нарушениям. Изучение симметрии организмов, или их проморфологии, является наиболее разработанным из точных методов архитекторики – раздела сравнительной анатомии, изучающей взаимную связь и расположение частей организма (Беклемишев, 1964). Симметрия может быть одинаковой у очень разных организмов. Но пути ее становления, как в индивидуальном, так и в историческом развитии, могут сильно различаться. В реальных объектах, будь то кристаллы, организмы или изделия рук человеческих, симметрия никогда не

воплощается с математической точностью. Всегда имеются какие-либо нарушения, которые не всегда видны простым глазом в кристаллах, но обычно заметно выражены у организмов. Поэтому при изучении симметрии реальных объектов, и, прежде всего, органических форм, всегда принимают во внимание точность проявления симметрии и степень ее нарушения. Для биологических объектов это особенно важно, так как именно нарушения симметрии раскрывают нам историю и закономерности ее формирования. Понимание симметрии формы организмов не будет полным без изучения ее становления, без изучения симметрии морфогенеза и развертывания его в реальном геологическом времени на основе палеонтологических данных. Такой подход дает нам возможность наиболее полно сравнить, сопоставить и понять проморфологию и архитектонику различных групп организмов.

Известный принцип Пьера Кюри гласит, что элементы симметрии причин должны проявляться в вызванных ими следствиях, а нарушения симметрии в следствиях должны иметь основание в диссимметрии причин, их породивших. Много примеров, когда руководствуясь этим принципом, выявляют влияние факторов внешней среды на развитие симметрии организмов и ее нарушения. Эти факторы сначала влияют на симметрию процессов, приводящих к симметрии конечной формы. Это влияние ограничивается возможностями изменения самих процессов. Отсюда возникают ограничения на симметрию конечной формы. Выявить непосредственные молекулярно-генетические причины и механизмы этих ограничений позволяют методы биологии развития. Но эти непосредственные ограничения в возможностях онтогенетического развития формы имеют основание и в историческом развитии организмов, в их филогенезе. Это уже предмет исследования эволюционной биологии развития, которая в этом аспекте тесно переплетается с палеонтологическими исследованиями. Подобные ограничения связаны, прежде всего, со становлением плана строения, морфологического архетипа организма, когда мы говорим о конечной форме, морфологии взрослого организма. Но существует, видимо, и морфогенетический архетип, который характеризуется базовыми морфогенетическими процессами, а на более глубоком уровне и молекулярно-генетический архетип как комплекс неизменных ядер, «кernels», генетико-регуляторных сетей (Davidson, Erwin, 2006). Несмотря на размытость и туманность определений этих трех соподчиненных архетипов, их существование всегда подразумевается. Иначе было бы невозможно создать и упорядочить таксономическую систему организмов. Разработке этих понятий может помочь выявление и анализ инвариантных преобразований архетипа в развитии организма на разных уровнях и в разных масштабах. Это является интересной и перспективной задачей как эволюционной биологии развития, так и палеонтологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. Т. 1. М.: Наука. С. 1–432.
- Davidson E.H., Erwin D.H. 2006. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans // Science. V. 311. P. 796–800.

СИММЕТРИЙНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЗМОВ

Л.В. Белоусов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т
morphogenesis@yandex.ru

Обсуждается, в какой мере основные понятия теории симметрии могут способствовать пониманию принципов индивидуально-го развития организмов. Рассматриваются процессы понижения порядка симметрии, соотношение симметрий различных структурных уровней и «обмен симметриями» между ними, связи между симметричными преобразованиями, изменением свободной энергии и энтропии в ходе реальных и модельных морфогенезов. Указывается на возможность параметрической регуляции порядка симметрии.

ВВЕДЕНИЕ: ПРИНЦИП ИНВАРИАНТНОСТИ

Основные типы симметрии, формирующиеся в ходе развития буквально всех организмов, хорошо известны, излагаются в учебниках и монографиях по зоологии и ботанике (особенно подробно: Беклемишев, 1964), принимаются как должное и, казалось бы, не должны вызывать дополнительных вопросов. Цель настоящего обзора – показать, что это далеко не так, и что анализ симметричных преобразований на разных уровнях организации связан с рядом наиболее актуальных и далеко еще не решенных вопросов биологии развития и общей биологии.

Начнем с методологических основ теории симметрии (Вейль, 1968; Шубников, Копчик, 1972). По самой своей сути она имеет дело с инвариантными преобразованиями, то есть с такими, которые отыскивают неизменное в изменяющемся. Для примера достаточно рассмотреть элементарные симметричные преобразования, в которых изменения связаны с тремя видами движений – поворотами, отражениями и/или поступательными сдвигами (трансляциями). В каждом из этих движений порядок симметрии равен количеству (или мощности множества) тех преобразований, которые совмещают движущееся (или отражаемое) тело само с собой. Совмещение

в ходе движения и понимается как неизменность. Так, порядок поворотной симметрии квадрата равен четырем, диска – бесконечности, а шара – бесконечным множеством осей, повороты вокруг каждой из которых имеют бесконечный порядок симметрии. Однако понятие инвариантности не ограничивается цифрой или знаком, обозначающим порядок симметрии; оно может быть распространено и на математическое выражение (уравнение или схему обратных связей), которое описывает любые изменения. Тогда это понятие будет выражать основной методологический принцип науки Нового времени – отыскание инвариантных законов для любых типов «поведения» природных тел. Таким образом, симметричный подход, то есть задача нахождения группы симметрии для некоторого круга явлений, соответствует тому, что со времен Ньютона и Галилея считалось идеалом, к которому должно стремиться любое научное исследование. Сказанное имеет прямое отношение к биологии развития. А именно, встает вопрос: возможно ли построение инвариантных законов развития организмов, то есть таких, структура которых сохранялась бы неизменной для достаточно длинных отрезков развития и достаточно больших таксономических групп. Такая постановка вопроса сильно расширяет традиционные границы применения симметричного подхода.

ПОНИЖЕНИЯ ПОРЯДКА СИММЕТРИИ (ДИССИМЕТРИЗАЦИЯ) В ХОДЕ РАЗВИТИЯ

Другой и, пожалуй, наиболее широко обсуждаемый вопрос связан с применением к развивающимся организмам известного принципа Пьера Кюри: «Когда определенные причины вызывают определенные следствия, то элементы симметрии причин должны проявиться в вызванных ими следствиях. Когда в каких-либо явлениях обнаруживается определенная диссимметрия, то эта же диссимметрия должна проявиться и в причинах, их породивших» (Curie, 1894; см. также Шубников, Копчик, 1972).

Иными словами, принцип Кюри запрещает «спонтанную диссимметризацию», то есть понижение порядка симметрии без внешнего диссимметричного воздействия. Эта идея была выражена П. Кюри в лаконичном выражении, наиболее точный перевод которого гласит: «Именно диссимметрия творит явление» – то есть именно она выделает некоторое тело из более гомогенной среды. Заметим, что обратное, то есть спонтанное повышение порядка симметрии некоторого тела принципом Кюри допускается.

Принцип Кюри имеет большое значение при анализе фазовых переходов в любых системах, в том числе биологических. Здесь мы обсудим его применимость к таким явлениями развития, когда порядок симметрии зародыша понижается в отсутствие видимых внешних диссимметризаторов.

Подобные явления можно обнаружить начиная с самых ранних стадий развития. Так, понижение симметрии яйцеклетки при установлении

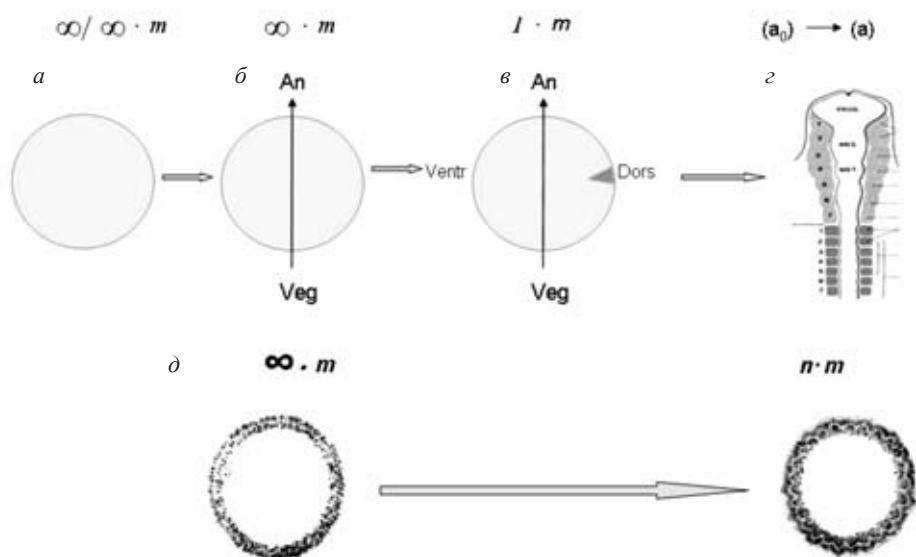


Рис. 1. Примеры понижения порядка симметрии в ходе развития: *а* – незрелая яйцеклетка до детерминации полярной оси; *б* – зрелая яйцеклетка, анимально-вегетативная ось (An-Veg) детерминирована; *в* – оплодотворенная яйцеклетка, детерминирована вентро-дорсальная ось (Ventr-Dors) и проходящая через нее сагиттальная плоскость; *г* – понижение порядка трансляционной симметрии при формировании сомитов и отделов нервной трубки; *д* – понижение порядка поворотной симметрии при формировании щупалец на поперечном разрезе зачатка гидранта Hydrozoa.

ее полярной (анимально-вегетативной, *ав*-оси) и, затем, сагиттальной плоскости могут протекать как при воздействии очевидных диссимметризаторов (структур гонады; сперматозоида) так и в их отсутствие. В частности, сагиттальная плоскость формируется при внесении сперматозоида в точку анимального полюса, что исключает его диссимметризирующую роль (рис. 1*а-в*). Буквально на каждом шаге последующего развития (при метамеризации мезодермы, формировании отделов головного мозга позвоночных, образования щупалец у Кnidарий – рис. 1*г, д*) трансляционная симметрия также понижается при том, что какие бы то ни было внешние диссимметризаторы отсутствуют. Очевидным образом отсутствуют они и в химических индукционных факторах, которые, как известно, могут создать дополнительную морфологическую ось. Как трактовать такие явления?

Проще всего было бы заявить, что принцип Кюри к данным процессам неприменим. Но более конструктивным представляется иной подход. Мы знаем, что в течение всего развития зародыш находится в среде, далеко не однородной по множеству физических и химических показателей; однако, если эти неоднородности по нашим (достаточно произвольным) критериям не слишком велики и, главное, распределены без видимого по-

рядка, их не принято считать диссимметризаторами. Между тем, подобного рода «шумы» могут выступать в виде практически неограниченного резерва диссимметрии при том обязательном условии, что зародыш на определенных стадиях развития становится к ним чувствительным, а на других стадиях – нет. «Шумы» могут быть и эндогенными, выражаясь во флуктуациях структуры зародыша на самых разных уровнях его организации – от надклеточного до молекулярного, и они также могут быть резервом для видимой (макроскопической) диссимметризации. Но поскольку зародыш реагирует на них лишь на определенных, часто достаточно коротких отрезках развития, мы должны заключить, что на этих и только этих отрезках его организация становится неустойчивой. Это приводит нас к принципиальному выводу о том, что развитие организмов основано на нелинейных обратных связях, которые только и могут осуществлять чередование устойчивых и неустойчивых состояний. Таким образом, сохраняя всеобщность принципа Кюри, мы неизбежно приходим к представлению о развитии организмов как о нелинейном процессе самоорганизации (Романовский и др., 1984; Белоусов, 1987; Belousov, 1998; Черданцев, 2003).

Ввиду важности такого заключения рассмотрим подробнее процессы диссимметризации (понижения порядка симметрии) в ходе развития.

Прежде всего, заметим, что о диссимметризации можно судить не только на основе непосредственно наблюдаемых морфологических структур, но и по критериям экспериментальной эмбриологии. Рассмотрим классические опыты (Harrison, 1918) по поворотам диска конечности у зародышей хвостатых амфибий, которые показали, что одно из основных понятий эмбриологии – детерминация зачатков – естественно переводится на язык симметрии (рис. 2). Производя повороты дорсо-вентральной (DV) и/или передне-задней (AP) оси зачатка на разных стадиях развития, автор нашел такую раннюю стадию, когда при любых поворотах конечность при последующем развитии восстанавливает свою симметрию относительно целого. На языке классической эмбриологии это означает, что на этой стадии не детерминирована ни одна из осей зачатка, а на языке теории симметрии – что зачаток имеет поворотную симметрию бесконечного порядка ($\infty\cdot m$) (эта стадия на рис. 2 не показана). Но если повороты были осуществлены на следующей стадии развития, то конечность становится нормально ориентированной относительно осей тела (как на рис. 2а, 1), только если повернута одна лишь DV, но не AP ось (рис. 2а, ср. 1 и 4). (Такой поворот можно осуществить, пересаживая зачаток на другой бок зародыша «через спину»). На еще более поздней стадии с нормальной ориентацией конечности несовместим уже поворот любой из осей (рис. 2б); таким образом, обе оси детерминированы. Следовательно, в ходе развития зачатка конечности осуществляются симметричные переходы $\infty\cdot m \rightarrow 1\cdot m \rightarrow 1$. Заметим, что порядок симметрии всегда относится именно и только к зачатку как к цело-

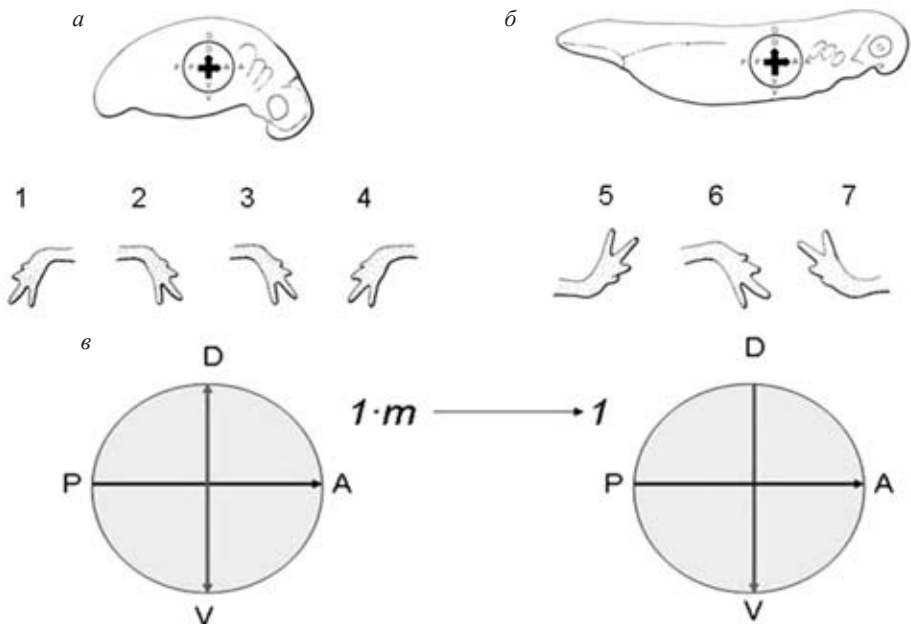


Рис. 2. Детерминация симметрии зачатка конечности у хвостатых амфибий на ранней (а) и поздней (б) стадиях: 1-4 – результаты поворотов зачатка на стадии а (1 – развитие без поворота, 2 – повернуты AP и VD оси, 3 – повернута только AP ось, 4 – повернута только DV ось); 5-6 – результаты поворотов зачатка на стадии б (5 – повернуты AP и VD оси, 6 – повернута только AP ось, 7 – повернута только DV ось); в – понижение порядка симметрии зачатка конечности при переходе от а к б в результате диссимметризации оси DV.

му: вплоть до наступления последнего из перечисленных выше периодов развития нельзя предсказать однозначно судьбу ни одной из малых частей (в том числе, конечно, отдельных клеток) зачатка, хотя его оси были последовательно детерминированы. Таким образом, понятие симметрии неразрывно связано с понятием уровней организации, о чем подробнее будет сказано ниже.

Полезно рассмотреть в терминах теории симметрии два принципиально различных типа эмбриональных регуляций, которые можно обозначить как дришевские и гольцфретеровские (Белоусов, 2005). При первом типе регуляций судьбы отдельных частей зародыша (вплоть до клеток) на данной стадии развития еще не определены, что подтверждается совместимостью последующего нормального развития зародышей как с удалением, так и с перераспределением эмбрионального материала на некоторых, не слишком поздних стадиях развития (рис. 3а). Второй тип регуляций, напротив, имеет дело с уже детерминированными (и даже дифференцированными) клетками двух или более разных типов, которые вначале искусственно перемешаны случайным образом, но затем спонтанно устанавли-

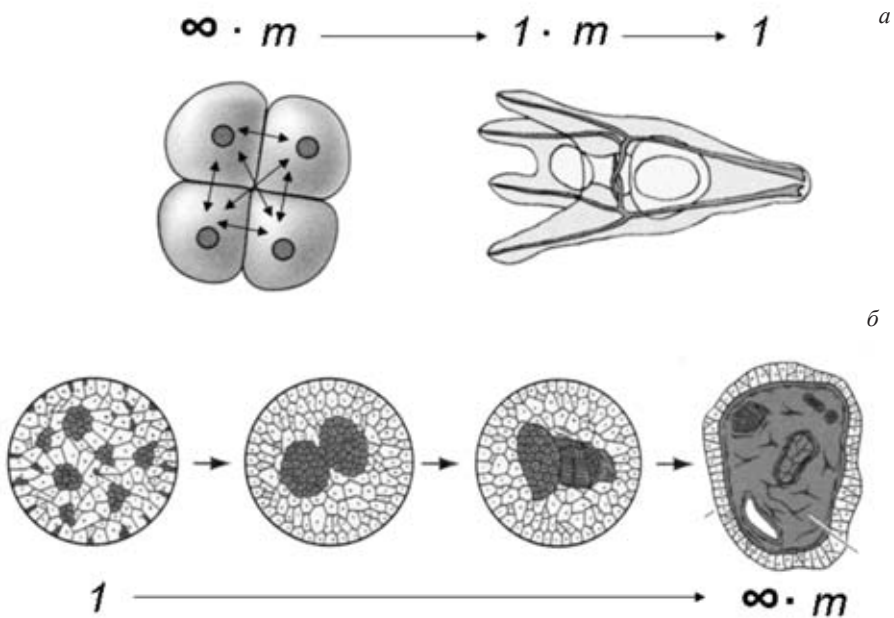


Рис. 3. Изменения порядка симметрии при дришевских (а) и гольцфреттеровских (б) регуляциях. На рис. 3а слева показаны возможности перераспределения blastомеров, совместимые с последующим нормальным развитием зародышей морского ежа.

ливают наиболее тесные контакты с клетками того же типа. При этом, как правило, формируются квазисферические агрегаты, в которых относительное расположение разных клеточных типов определяется заранее детерминированными свойствами их поверхностей (Steinberg, Poole 1981) (рис. 3б). Очевидно, что в случае дришевских регуляций мы имеем переход от более симметричного состояния (любые перемещения частей сохраняют инвариантность последующего развития) к менее симметричному (перемещения нарушают инвариантность), тогда как в гольцфреттеровских регуляциях порядок симметрии, напротив, повышается. В развитии преобладают процессы, связанные с понижением порядка симметрии и обусловленные, как правило, потерей устойчивости предыдущего, более симметричного состояния.

Интересно, что наиболее важные для развития этапы понижения симметрии обладают резервными дублирующими механизмами, которые по ходу нормального развития не используются, но указывают на потерю устойчивости предыдущих состояний. Рассмотрим в этой связи процесс анимально-вегетативной (ав) поляризации blastулы амфибий, морфологическим выражением которого является эксцентричное расположение

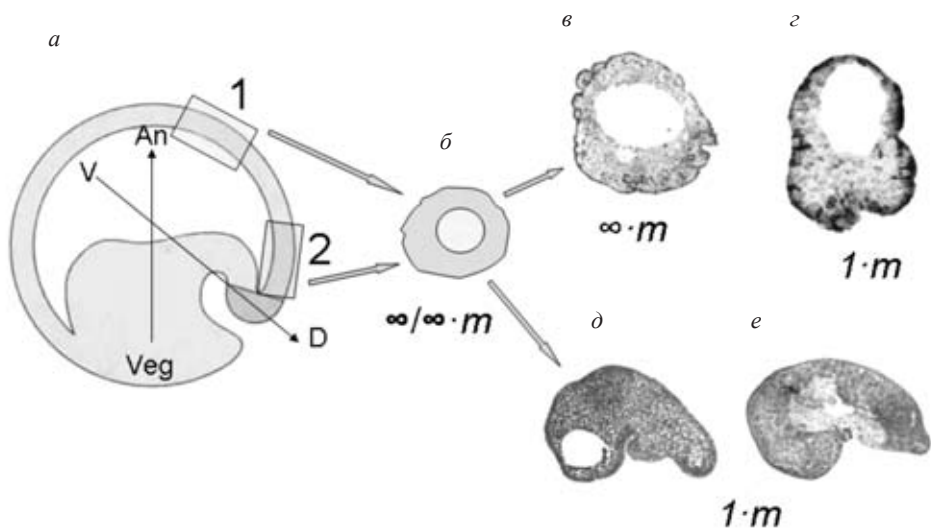


Рис. 4. Спонтанное понижение порядка симметрии в эксплантатах эмбриональных тканей: *a* – ранняя гастрולה амфибий, указаны анимально-вегетативная (An-Veg) и дорсо-вентральная (D-V) оси; 1 – эксплантат фрагмента крыши бластоцеля; 2 – эксплантат фрагмента супрабластопоральной области; вскоре после эксплантации оба участка приобретают сферическую форму (*б*), а затем фрагмент 1 принимает формы *в*, *з*, а фрагмент 2 – формы *д*, *е*.

бластоцеля, сдвинутого к анимальному полюсу (рис. 4*a*). Общеизвестно, что *ав*-полярность детерминируется еще в раннем оогенезе благодаря расположению яйцеклетки относительно структур гонады. Однако если на стадии бластулы-ранней гастролы вырезать небольшой фрагмент крыши бластоцеля (рис. 4*a*, 1), или слепить «сендвич» из двух таких фрагментов возникает точная уменьшенная копия нормальной бластулы с эксцентрично сдвинутой полостью (рис. 4*в*, *з*). Аналогично, из небольшого фрагмента эмбриональной ткани, близкой к бластопору (рис. 4*a*, 2), возникает достаточно точная копия гастролы с характерной асимметрией обеих губ, то есть обладающая дорсо-вентральной диссимметрией (рис. 4*д*, *е*). При этом оба типа эмбриональных фрагментов проходят через относительно симметричную стадию развития (рис. 4*б*), но затем понижают порядок своей симметрии вплоть до $\infty \cdot m$ или даже $1 \cdot m$ (рис. 4*в-е*). Подобного рода опыты показывают, что тенденции к понижению порядка симметрии на определенных стадиях развития глубоко «встроены» в эмбриональную ткань и, по всей видимости, никак не связаны с пространственным расположением ее элементов (то есть макроскопическими паттернами). Это делает вероятным, что факторы диссимметризации относятся к категории параметров (см. ниже).

СИММЕТРИЯ НА РАЗНЫХ СТРУКТУРНЫХ УРОВНЯХ. «ОБМЕН СИММЕТРИИ» МЕЖДУ УРОВНЯМИ

Определяя группу симметрии, мы непременно должны указать, к какому структурному уровню она относится. До сих пор мы рассматривали симметричные преобразования, относящиеся по большей части к верхним уровням организации, то есть связанные с целым зародышем или его зачатком. Обсудим теперь, как соотносятся эти симметрии с таковыми более низких структурных уровней и обратим внимание на своеобразный процесс «обмена симметриями» между разными уровнями.

Сравнивая симметрии, сосуществующие на разных уровнях организации зародышей, мы можем отметить три типа их соотношений:

1. Порядок симметрии целого выше порядка симметрии его частей. Это соответствует классическому правилу «целое точнее части» (см. например Gurwitsch, 1930) и проявляется практически во всех случаях, когда отсутствует строгая детерминация клеточных делений. Но части с пониженным относительно целого порядком симметрии (как трансляционной, так и поворотной) могут выходить далеко за пределы отдельных клеток; таковы, например, щитки черепных коробок рептилий (Захаров, 1987) (рис. 5а). До недавнего времени такое соотношение симметрий частей и целого считалось едва ли не универсальным. Однако имеются и другие соотношения, в том числе – строго обратные:

2. В ходе развития сохраняется симметрия (форма) частей, но изменяется (утрачивается) симметрия целого. Сюда относятся явления так называемой конформной симметрии (симметрии в «малом»), проявляющиеся в развитии самых разных организмов (Петухов, 1981) (рис. 5б, в).

3. Элементы симметрии целого точно сохраняются в его малых частях (клетках). В этой связи особый интерес представляет активно изучаемое в настоящее время явление так называемой планарной полярности клеток, то есть проявления на субклеточном уровне передне-задней, или/и дорсовентральной симметрии, совпадающей с таковой целого организма (Vladar et al., 2009; Eaton, Julicher, 2011). Имеются указания и на лево-правую асимметрию отдельных клеток. Она проявляется в смещении центриоли и, соответственно, траекторий клеточных движений относительно оси симметрии целой клетки (Xu et al., 2007). Эти симметричные особенности отдельных малых элементов в результате кооперативных взаимодействий клеток возвращаются на уровень целого, понижая симметрию многоклеточных зачатков (Vichas, Zallen, 2011).

Наличие описанных выше, взаимно-обратных соотношений порядков симметрии на уровне целого и частей ставит целый ряд важных нерешенных вопросов, связанных с наиболее общими закономерностями структуры живых тел и их связью с законами физики. С точки зрения последних

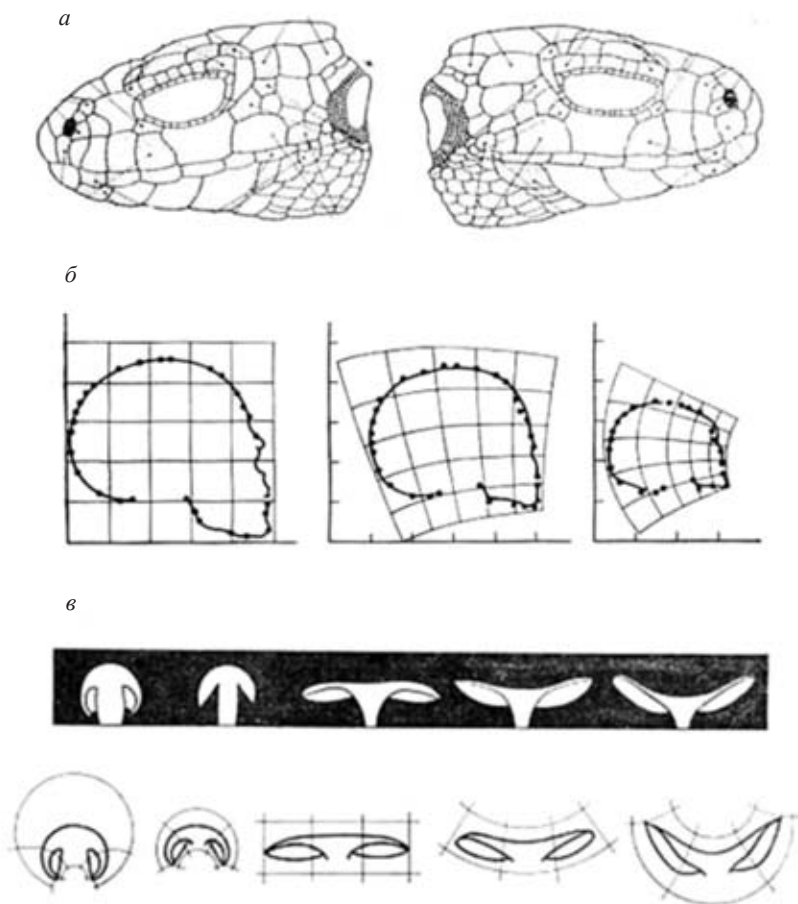


Рис. 5. Различные соотношения порядков симметрии на уровне целого и частей: *а* – порядок симметрии целого (контуры черепной коробки рептилий) больше порядка симметрии частей (т. е. формы и расположения отдельных щитков); *б*, *в* – два примера конформной симметрии (сохранение формы малых частей при изменении формы целого); *б* – преобразование формы черепа человека от новорожденного до взрослого; *в* – развитие плодового тела мухомора; верхний ряд – изменения формы, нижний ряд – конформные схемы этих изменений.

(Cademartiri et al., 2012), перенос симметрии частей на уровень целого (соответствующий пункту 3) соответствует равновесному состоянию твердых тел, а более высокий порядок симметрии целого (пункт 1) – тому же для жидкостей (интересно, что вывод о жидких свойствах эпителиев делал еще Гурвич: Gurwitsch, 1930). Значит ли это, что морфогенез живых тел включает в себя переходы из одного агрегатного состояния в другое? Куда отнести в таком случае явления конформной симметрии? Эти и подобные им вопросы еще ждут ответов.

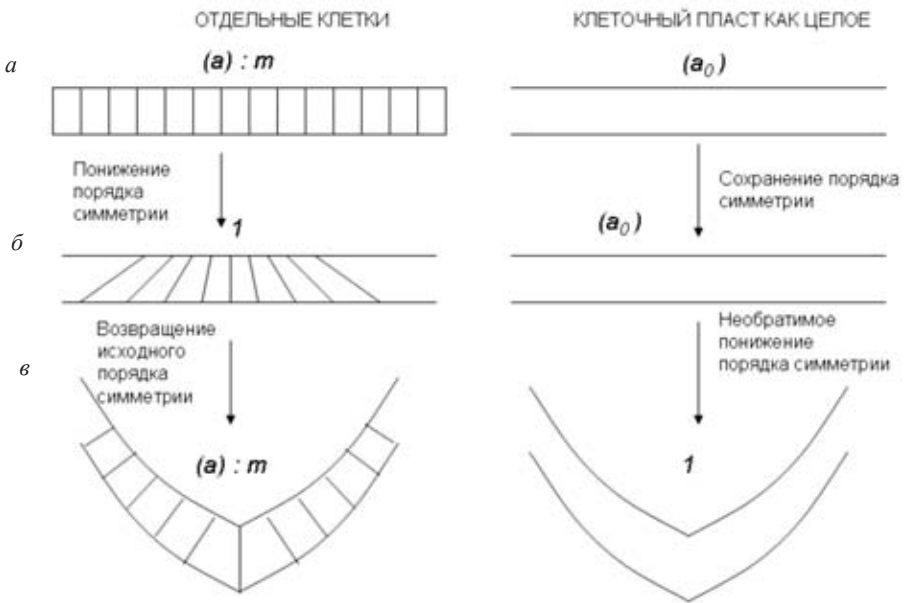


Рис. 6. «Обмен» порядками симметрии между различными структурными уровнями – отдельными клетками (слева) и клеточным пластом как целым (справа).

Другой аспект той же самой проблемы – процессы «обмена симметриями» между разными уровнями, которые мы рассмотрим на примере нейруляции зародышей позвоночных (рис. 6). Исходно слой нейроэктодермы, рассматриваемый как целое, представляет собой достаточно однородный и практически плоский, но поляризованный в апико-базальном направлении пласт, трансляционную симметрию которого можно выразить символом (a_0) . Считая, что он сложен из клеток однородных, поляризованных в апико-базальном направлении, но симметричных в поперечном к пласту направлении, симметрия отдельных клеток выразится символом $(a) : m$ (рис. 6а). Сам процесс нейруляции начинается с того, что клетки скашиваются (их боковые поверхности конвергируют на апикальной стороне), понижая порядок симметрии до минимально возможного (1). Сам же пласт, рассматриваемый в целом, сохраняет пока исходную форму и порядок симметрии (рис. 6б). Затем клетки вновь возвращаются примерно к исходному порядку симметрии, порождая при этом механическую силу, изгибающую пласт, из-за чего последний утрачивает симметрию (рис. 6в). Таким образом, повышение порядка симметрии элементов сопряжено с понижением порядка симметрии целого и обратно. Подобные процессы лежат в основе практически всех эпителиальных морфогенезов. Анализ в терминах теории симметрии необходим для правильного понимания этих процессов.

В физике, особенно имеющей дело с фазовыми переходами, установлены строгие соотношения между изменениями порядка симметрии, свободной энергии и энтропии системы (Goldenfeld, Kadanoff, 1999; Grzybowski et al., 2009; Cademartiri et al., 2012). Понимая, насколько рискованно проводить прямые аналогии между физическими и биологическими системами, мы все же считаем такие сопоставления полезными, поскольку они позволяют глубже проникнуть в еще далекие от полного понимания процессы биологического морфогенеза.

В связи с этим надо отметить, что внедрение основных положений теории самоорганизации в биологию – которое в целом надо, конечно, приветствовать – приводит подчас к убеждению о том, что биологические структуры полностью или почти исключительно относятся к категории диссипативных (Романовский и др., 1984). Такая точка зрения исходит из того, что процессы, направленные в сторону равновесных состояний и сопровождающиеся ростом энтропии и уменьшением свободной энергии могут быть только деструктивными, то есть ведущими к гомогенизации системы (к предельному увеличению порядка ее симметрии). Однако такое заключение основано на поведении разреженных жидких и газообразных тел и в целом несправедливо для конденсированных фаз и для оболочек, к которым биологические структуры наиболее близки. Как особенно ясно проявляется в жидких кристаллах, по мере повышения концентрации частиц движение к минимуму свободной энергии (и максимуму энтропии) ведет не к гомогенизации, а к построению доменов с параллельным расположением элементов (нематики) и к образованию периодических структур (смектики), то есть к понижению порядка трансляционной симметрии системы. Аналогичные явления обнаружены и в оболочках. Например, липидные везикулы при осмотической откачке из них воды как правило не сморщиваются равномерно, а попадают в «потенциальные ямы», соответствующие более низким порядкам симметрии (Wintz et al., 1996) (рис. 7а). Симметрия понижается в результате тенденции к «концентрации кривизны» в малых областях оболочек и распрямления связывающих их участков. К понижению порядка симметрии при движении к равновесному состоянию может привести и возрастание в оболочке латерального давления, приводящее к переходу через некоторую пороговую среднюю кривизну (Svetina, Zeks, 1991) (рис. 7б). В относительно сложных механических системах, включающих в себя деформируемые стержни или фрагменты оболочек, скрепленные упругими связями с недеформируемыми подложками, стремление к равновесному (наиболее равномерному) распределению деформирующих сил приведет к понижению трансляционной симметрии (Green et al., 1996; Rennich, Green, 1997) (рис. 7в). Авторы непосредственно связывают эти процессы с морфо-

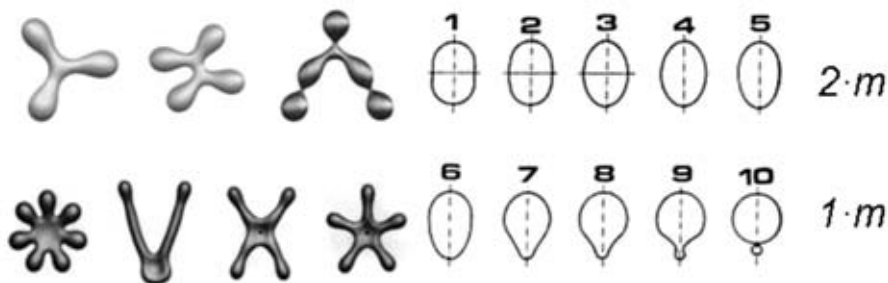
*a**b**в*

Рис. 7. Примеры понижения порядка симметрии при движении к равновесию: *a* – многолучевые формы, возникающие из фосфолипидных везикул по понижению внутреннего давления (Wintz et al., 1997); *b* – переход форм 1-5 с симметрией $2 \cdot m$ в формы 6-10 с пониженной симметрией $1 \cdot m$ при возрастании тангенциального давления в мембране модельной везикулы (Svetina, Zeks, 1991); *в* – понижение трансляционной симметрии сложной механической системы при ее стремлении к равновесию (наиболее равномерному распределению внутренних напряжений) при действии латеральных сил сжатия (горизонтальные стрелки) (Green et al., 1996).

генезами растительных зачатков. Обратим внимание, что порядок трансляционной симметрии никак не связан с распределением вертикальных упругих связей: он определяется в первую очередь механическими параметрами системы, а также граничными условиями – гибкостью сочленений с неподвижной стенкой, показанной на рис. 7*в* слева от каждого из примеров. Возможности параметрической регуляции порядка симметрии более подробно обсуждаются в следующем разделе.

Обсуждая эти примеры, не следует упускать из виду, что при движении к равновесию надо откуда-то скатываться, т.е. предварительно подняться до уровня достаточно высокого энергетического потенциала. Именно эта, энергозатратная ветвь процесса и может порождать, в частности, диссипативные структуры, наличие и биологическое значение которых нельзя, конечно, отрицать. Но мы хотели бы обратить внимание на то, что равновесные макроскопические структуры, образование которых мы и называем

морфогенезом, возникают, скорее всего, на релаксационной ветви, то есть той, которая ведет к равновесию. Обе ветви – энергозатратная и релаксационная – тесно связаны между собой и могут даже сосуществовать одновременно. Примером может служить уже рассмотренный выше процесс нейруляции. Хотя этот процесс идет по релаксационному пути, он требует затраты энергии на преодоление сопротивления окружающих тканей. В качестве аналогии можно представить движение некоторого физического тела вниз по вязкому склону. Хотя общее направление движения задано рельефом (т. е. идет в сторону понижения свободной энергии), для преодоления вязкости требуется дополнительная сила, хотя бы и не векторизованная (движущееся тело достаточно трясти или приподнимать). Как уже говорилось, при этом на уровне отдельных клеток порядок симметрии повышается (что и высвобождает механическую энергию), а на уровне целого – понижается (система как целое осуществляет морфогенетический процесс).

ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОРЯДКА СИММЕТРИИ В МОДЕЛЬНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ

Выше уже описывались понижения порядка симметрии во фрагментах эмбриональных тканей, позволяющие предположить, что этот процесс может регулироваться параметрически, без предварительного задания каких-либо специфических пространственных паттернов. В этом разделе мы более подробно рассмотрим модели, воспроизводящие параметрическую регуляцию симметрии на биоморфных образцах.

Мы используем модель изгиба эпителиального пласта под действием сил тангенциального давления между его клетками (Belousov, Grabovsky, 2009). В качестве пространственно-однородных параметров в модели принимают: (1) квази-эластическую силу $0 < W < 1$, сглаживающую на каждом шаге моделирования достигнутую кривизну; (2) изгибную жесткость, обратно пропорциональную количеству N кинематически независимых элементов пласта (чем больше таких элементов – тем «мягче» пласт); (3) периодический характер действия сил тангенциального давления. При таких условиях, запуская из некоторой точки идеально круглого кольца клеток круговые волны тангенциального давления, можно получить, в зависимости от значений параметров, широкий набор абсолютно устойчивых форм (выходящих на стационар после некоторого числа итераций) с разными порядками поворотной симметрии. Оказалось однако, что в пространстве параметров W и N области возникновения этих форм разделены областями неустойчивости, в которых малое «шевеление» одного из параметров приводит к резким и практически непредсказуемым изменениям формы, причем порядок симметрии большинства из них не превышает l . Например, при $N = 15$ в диапазоне $0,385 < W < 0,414$ устойчиво возникают формы симметрии $5 \cdot m$, в диапазоне $0,415 < W < 0,443$ любые формы неустойчивы

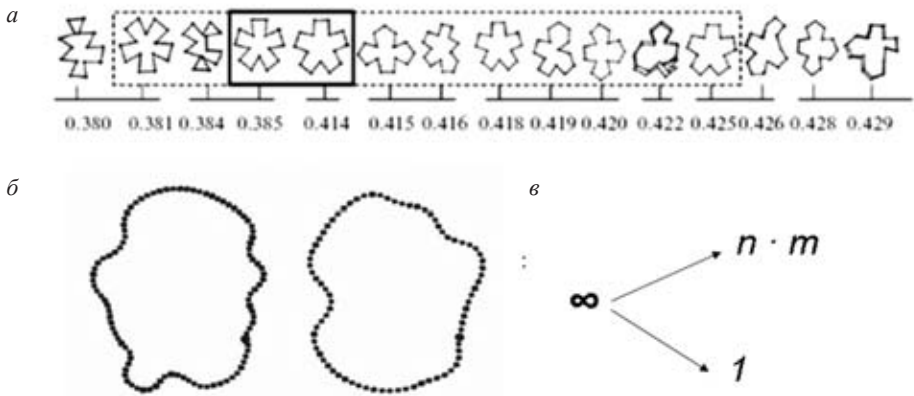


Рис. 8. Параметрическая регуляция симметрии на модельных объектах: *а* – порядок симметрии объектов с относительно большой изгибной жесткостью ($N = 15$) как функция параметра W (см. текст), сплошная рамка ограничивает область значений W , соответствующих устойчивой 5-лучевой симметрии, пунктирная рамка – область неустойчивой симметрии с периодическим возвращением к 5-лучевой; *б* – итерации того же закона на значительно более «мягких» объектах сразу приводят к полной диссимметризации, правый объект получен при чередовании малых и больших значений параметра W ; *в* – схема обоих типов диссимметризации.

(хотя 5-лучевые периодически возникают), а при $W > 0,444$ устойчивыми становятся формы симметрии $4 \cdot m$ (рис. 8а). При достаточно больших N (т. е. в зачатках, мягких на изгиб) порядок симметрии сразу понижается до l (минуя многолучевую стадию). Задавая различные режимы уменьшения и увеличения параметра W (но сохраняя его пространственную однородность) можно было получить либо более гладкие, либо складчатые формы (рис. 8б). Независимо от того, имитирует или нет данная модель реальные морфогенетические процессы, она показывает, что как устойчивое, так и неустойчивое понижение порядка симметрии (всегда связанное с тем, что мы считаем возрастанием пространственной неоднородности) может регулироваться пространственно-однородными параметрами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы видели, что эвристическое значение даже простейших симметричных показателей развивающихся организмов далеко выходит за рамки, привычные для классической биологии. Уже одно лишь корректное применение принципа Кюри приводит к фундаментальным выводам о роли неустойчивостей, а следовательно и существенно нелинейных процессов в развитии. Доминирование последних указывает на ведущую роль параметрической регуляции, которая, как было показано, может непосредственно влиять на порядок симметрии. Без оценки симметричных показателей невозможно судить о взаимодействии разных структурных уровней и регистрировать нетривиальное явление «обмена» порядками симметрии между

уровнями. Наконец, чрезвычайно важным представляется сопоставление симметричных перестроек с изменениями свободной энергии и/или энтропии развивающихся систем. В этих вопросах мы еще далеки от полной ясности, но без их решения невозможно более или менее ясное понимание развития организмов. Напомним в заключение, что и самые общие критерии научного понимания – задача нахождения инвариантных законов для возможно более широкого круга явлений – связаны с идейными основами теории симметрии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука.
- Белоусов Л.В.* 1987. Биологический морфогенез. М.: изд-во МГУ.
- Белоусов Л.В.* 2005. Основы общей эмбриологии. М.: изд-во МГУ.
- Вейль Г.* 1968. Симметрия. М.: Наука.
- Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных. М.: Наука.
- Петухов С.В.* 1981. Биомеханика, бионика и симметрия. М.: Наука.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* 1984. Математическая биофизика. М.: Наука.
- Черданцев В.Г.* 2003. Морфогенез и эволюция. М.: КМК.
- Шубников А.В., Копцик В.А.* 1972. Симметрия в науке и искусстве. М.: Наука.
- Harrison R.G.* 1918. Experiments on the development of the fore-limb in *Ambystoma*, a self-differentiating equipotential system // *J. exp. zool.* V. 25. P. 413–461.
- Belousov L.V.* 1998. The dynamic architecture of a developing organism. Kluwer Acad. publ. Dordrecht/Boston/London.
- Belousov L.V., Grabovsky V.I.* 2007. Information about a form (on the dynamic laws of morphogenesis). *Biosystems.* V. 87. P. 204–214.
- Cademartiri L., Bishop K.J.M., Snyder P.W., Ozin G.A.* 2012. Using shape for self-assembly // *Phil. trans. roy. soc. A* 370 : 2824–2847.
- Curie P.* 1894. De symmetrie dans les phenomenes physique: symmetrie des champs electrique et magnetique // *J. physique.* Ser. 3. P. 393–427.
- Eaton S., Julicher F.* 2011. Cell flow and tissue polarity patterns // *Curr. op. genetics & development.* V. 21. P. 747–752.
- Goldenfeld N., Kadanoff L.P.* 1999. Simple lessons from complexity // *Science.* V. 284. P. 87–89.
- Green P.B., Steele C.S., Rennich S.C.* 1996. Phyllotactic patterns: a biophysical mechanisms for their origin. *Ann. bot.* V. 77. P. 515–527.
- Grzybowski B.A., Wilmer Ch.E., Kim J. et al.* 2009. Self-assembly: from crystals to cells. *Soft Matter* 5: 1110–1128.

- Gurwitsch A.* 1930. Die histologischen Grundlagen der Biologie. Gustav Fisher, Jena.
- Rennich S.C., Green P.B.* 1997. The mathematics of plate bending / Dynamics of cell and tissue motion. Eds W. Alt, A. Deutsch, G. Dunh. Birkhauser. Basel-Boston-Berlin. P. 251–254.
- Svetina S., Zeks B.* 1991. Mechanical behavior of closed lamellar membranes as a possible common mechanism for the establishment of developmental shapes // Int. j. devel. biol. V. 35. P. 359–365.
- Steinberg M.S., Poole T.J.* 1981. Strategies for specifying form and pattern: adhesion-guided multicellular assembly // Phil. trans. r. soc. Lond. B 295. P. 451–460.
- Vichas A., Zallen J.A.* 2011. Translating cell polarity into tissue elongation // Seminars cell dev. biol. V. 22. P. 858–864.
- Vladar E.K., Antic D., Axelrod J.D.* 2009. Planar cell polarity signaling: the developing cell's compass // Cold spring harb. perspect. biol. 1:a002964.
- Wintz W., Doebereiner H.-G., Seifert U.* 1996. Starfish vesicles // Europhys. lett. V. 33. P. 403-408.
- Xu Jingsong, Keymeulen Van A., Wakida N.M.* et al. 2007. Polarity reveals intrinsic cell chirality // PNAS. V. 104. P. 9296–9300.

SYMMETRY TRANSFORMATIONS IN THE DEVELOPMENT OF THE ORGANISMS

L.V. Belousov

We discuss the extent to which the basic concepts of the theory of symmetry can contribute to the understanding of the principles of individual development of organisms. The processes of reducing the order of symmetry, symmetry ratio of different structural levels and “symmetry exchange” between them, the relationship between the symmetry transformations, change of free energy and entropy in the course of real and model morphogenesis are considered. The possibility of the parameter regulation of the symmetry order is discussed.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ЭВОЛЮЦИИ

© 2013 г. В. В. Исаева

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

Преобразования симметрии – фундаментальные явления в развитии и эволюции многоклеточных животных. Преобразования симметрии на клеточном уровне в ходе оогенеза и раннего развития определяют основные оси будущего организма, тогда как в последующем развитии масштаб преобразований симметрии уменьшается. Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная), в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия (симметрия подобия). В процессе фрактального морфогенеза и других проявлений флуктуирующей асимметрии нарастает хаос. Биологическая симметрия и другие варианты морфофункциональных повторов – эффективный способ морфогенеза с использованием повторения генетических программ.

ВВЕДЕНИЕ

Преобразования симметрии играют ключевую роль в биологическом морфогенезе и неизбежны в развитии и эволюции (Bouligand, 1996; Minelli, 2003; Hirokawa et al., 2009; Li, Bowerman, 2010; Belousov, 2012). Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная) симметрия (Вейль, 2003; Rosen, 2008; Belousov, 2012), в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия (симметрия подобия), включающая и нелинейные преобразования (Заренков, 2009; Стьюарт, 2007; Урманцев, 2007; Minelli, 2003). Число рассматриваемых типов симметрии постепенно расширяется, включая нелинейные преобразования (Шубников, 1960; Вейль, 2003; Урманцев, 2007; Заренков, 2009).

В ходе развития и эволюции многоклеточных животных наблюдаются сложные и закономерные изменения симметрии их тела (Беклемишев,

1964; Minelli, 2003; Урманцев, 2007.). Как в онтогенезе, так и в филогенезе имеют место переходы от симметризации к диссимметризации и в целом процесс сильно сдвинут в сторону диссимметризации (Урманцев, 2007).

СТАНОВЛЕНИЕ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ ОРГАНИЗМА

У исследованных многоклеточных животных анимально-вегетативная полярность яйца и передне-задняя ось будущего организма устанавливается на одноклеточной стадии, в ходе оогенеза или вскоре после контакта и слияния гамет. Различные организмы используют разные механизмы установления полярности, но все они обеспечиваются главным образом структурами цитоскелета; для поляризации ооцита требуется участие и актина, и микротрубочек, а также множества сигнальных систем клетки (Li, Bowerman, 2010). Хорошо изучен механизм становления передне-задней полярности у нематоды *Caenorhabditis elegans*: в этом случае полярность детерминируется входением спермия (Goldstein, Hird, 1996). Актиновые филаменты и микротрубочки как компоненты цитоскелета конвертируют начальную асимметрию в глобальную клеточную полярность. Поляризованная клеточная архитектура определяет установление эмбриональных осей (Li, Bowerman, 2010). Таким образом, цитоскелет яйца функционирует как глобальный морфогенетический детерминант, направляющий и поддерживающий анизотропию молекулярной информации, распределенной в ооплазме и детерминирующей осевую полярность яйца и будущего организма; интегральная реакция поляризации яйцеклетки разрушает ее сферическую симметрию (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

Поляризация яйцеклетки в оогенезе обеспечивается многими факторами, включая положение ооцита в материнском организме, участие в оогенезе вспомогательных клеток, например, трофоцитов и фолликулярных клеток, распределение цитоплазматических структур и желтка, региональную экспрессию генов в ходе оогенеза (Nüsslein-Volhard, 1991; Gilbert, 2006). Кортикальный слой яйцеклетки – носитель проморфологии, информации о пространственной организации будущего организма в виде системы морфогенетических факторов, определяющих полярность и симметрию яйца и контролирующих начальные этапы формирования структуры зародыша (Davidson, 2006; Gilbert, 2006). «Материнская анизотропия» ооплазмы инициирует спецификацию доменов развивающегося зародыша; это означает, что яйцо содержит и начальные условия, и программу, необходимую для обработки материнской анизотропии и ее трансляции в дифференциальную генную экспрессию, спецификацию и дифференциацию клеток (Davidson, 2006).

Например, у дрозофилы РНК гена *bicoid* поступает в растущий ооцит из трофоцитов, тогда как продукт гена *nanos* транспортируется из фолликулярных клеток. У большинства животных синтез подобных белков-морфогенов осуществляется самим ооцитом, особенно оогенезе без участия

вспомогательных клеток. Однако и в тех случаях, когда молекулы РНК поставляются в ооцит вспомогательными клетками, как это происходит у дрозофилы, пространственное распределение молекулярной информации, задающей осевую полярность будущего организма, контролируется компонентами двигательной системы ооцита, с помощью кинезина и динеина, моторных белков системы микротрубочек. Стабильность локализации продуктов гена *nanos*, а также других компонентов полярной плазмы, на заднем конце ооцита обеспечивается актиновым цитоскелетом ооцита. Градиент белкового продукта гена *dorsal*, транскрипционного фактора, определяющего дорсо-вентральный градиент, создается в результате взаимодействия фолликулярных клеток с ооцитом, при участии продуктов других генов (Gilbert, 2006).

Передне-задний градиент концентрации белкового продукт гена *bicoid* у ранних эмбрионов дрозофилы контролирует зиготическую активацию гена сегментации *hunchback* (Nüsslein-Volhard, 1991; Gilbert, 2000). Осевая полярность ооцита и яйца животных проявляется в ионных потоках, генерирующих внеклеточное электрическое поле (Nuccitelli, 1984).

Дорсо-вентральная ось может быть определена до оплодотворения (как, например, у дрозофилы), в ходе оплодотворения, когда место вхождения спермия определяет дорсальную сторону (как это происходит у амфибий и асцидий), либо в ходе раннего дробления, как у морских ежей с планктотрофной личинкой (Raff, Raff, 2009; Minelli 2003). Перераспределение и локализация в ооплазме факторов, определяющих судьбу регионов яйца и будущего зародыша, зависят от поляризации системы цитоскелета и межклеточных контактов и могут происходить не только в процессе оогенеза, но и после контакта гамет в ходе ооплазматической сегрегации, а также в раннем развитии.

Проникновение спермия запускает целый каскад явлений, модифицирующих организацию кортекса (Kirschner, Gerhart, 2005). При проникновении спермия у иглокожих (Kyozuka, 1993) и мышцы (Johnson, Maro, 1985) на поверхности яйцеклетки образуется конус оплодотворения за счет полимеризации актиновых филаментов. У морского ежа плазматическая мембрана спермия интегрируется в плазматическую мембрану яйца, оставаясь локальным пятном, маркирующим точку проникновения спермия, в ходе дробления (Kirschner et al., 1980; Shapiro et al., 1981). Вслед за слиянием гамет мышцы отделяется полярное тельце, и в контактной зоне также концентрируется актин (Johnson, Maro, 1985) и спектрин, белок, ассоциированный с актином (Reima, Lehtonen, 1985). Таким образом, клеточные контакты и локальный порядок проникновения спермия оказывается связанным с интегральным порядком яйца, зиготы и развивающегося организма.

У хордовых второе разрушение симметрии яйцеклетки, определяющее дорсо-вентральную ось яйца и развивающегося организма, происходит

вслед за проникновением спермия. Этот процесс разрушения симметрии вовлекает асимметричный поток кортикальной актиновой сети (Mullins, 2010). У амфибий кортекс осемененного яйца реструктурируется со смещением пигмента в анимальную область и поворачивается относительно внутренней ооплазмы с формированием серого серпа (Kirschner, Gerhart, 2005). У асцидий после проникновения спермия желтый пигмент перемещается к вегетативному полюсу и затем формирует так называемый желтый серп ниже экватора (Sawada, 1988). Итак, перестройка ооплазмы у хордовых, индуцируемая слиянием гамет, определяют дорсо-вентральную полярность будущего животного.

Между различными таксонами животных существуют значительные различия во времени формирования дорсо-вентральной оси симметрии будущего организма, иногда даже у родственных организмов. Показано, что у морских ежей с личиночным развитием только анимально-вегетативная ось определяется материнским эффектом, тогда как орально-аборальная (дорсо-вентральная) ось и затем лево-правая ось детерминируются у зародыша. У морского ежа *Helicodaris erythrogramma* с прямым развитием и анимально-вегетативная, и дорсо-вентральной оси определяются до оплодотворения, под материнским контролем (Raff, Raff, 2009). Обилие желтка в яйцеклетках, обеспечивающее ускоренное лецитотрофное развитие, может вовлекать гетерохронную, включающую детерминацию в ходе оогенеза не только передне-заднего осевого паттерна, но также дорсо-вентрального, а иногда и латеральной асимметрии плана строения.

Трансформации симметрии яйца дают наиболее важную морфогенетическую информацию, детерминирующую осевой паттерн будущего организма. Таким образом, ооплазма яйца и зиготы обладает долговременной необратимой эпигенетической памятью, подобной импринтингу.

МЕТАМЕРИЯ: ТРАНСЛЯЦИОННАЯ СИММЕТРИЯ

Трансляционная (переносная) симметрия именуется биологами метамерией (Беклемишев, 1964; Вейль, 2003; Minelli, 2003; Fusco, 2005; Заренков, 2009). Большинство многоклеточных животных сегментированы вдоль передне-задней оси. Сегментация Annelida, Arthropoda и Chordata базируется на трансляционной симметрии с повторением сегментов вдоль оси тела (Minelli, 2003). Реже перенос сопровождается продольным скользящим отражением, как, например, у побегов растений и некоторых вымерших билатеральных животных (Manuel, 2009; Заренков, 2009).

Сегменты рассматриваются обычно как модули тела, часто являющиеся скелетно-мышечными единицами, используемыми при движении (Minelli, 2003). Идея модульной организации использована в представлениях о метамерии, полимеризации и олигомеризации (Догель, 1954). Как известно, многие эволюционные преобразования плана строения тела связаны с

умножением частей тела, полимеризацией, что создает избыточность элементов и делает возможной их дивергенцию и последующую олигомеризацию, лежащую в основе прогрессивной эволюции многих Metazoa.

Сегменты представляют собой также единицы развития. Минелли (Minelli, 2003) определяет процесс сегментации как подразделение эмбрионального поля на отдельные популяции клеток (сомитомеры у хордовых), линейно располагающиеся вдоль передне-задней оси тела. У кольчатых червей и хордовых сегментация базируется на разделении мезодермы, у членистоногих она первично эктодермальная (Minelli, 2003). У хордовых проявляется и другой тип сегментации, связанный с подразделением глоточного отдела энтодермы и образованием жаберных щелей. Сегментация энтодермы относительно редка. В разных таксонах животных проявляется ресегментация и гетерогенная (гетерономная) сегментация. У целого класса членистоногих, Diplopoda большинство сегментов несет две пары ног на «диплосомит» (Minelli, 2003).

Подразделение эмбриональной ткани на серийно повторяющиеся сегменты – фундаментальный процесс развития хордовых; повторяемость структур скелета, нервной и мышечной системы позвоночных базируется на метамерии сомитов. Сомиты – парные эпителиальные сферы, отпочковывающиеся от недифференцированной пресомитной мезодермы, формирование которых определяется «молекулярными часами» с периодически повторяющейся экспрессией определенного набора генов (Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). Сегментация зародышей позвоночных контролируется сложной генетической сетью, генерирующей динамичную генную экспрессию с сегрегацией каждой последующей пары сомитов через регулярные интервалы времени от пресомитной мезодермы (Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). У позвоночных сомитогенез, первичная сегментация параксиальной мезодермы связана с молекулярным осциллятором, «часами сегментации». Часы идут со скоростью один сомит за 30 минут у рыбки-зебры и за 90 минут у куриного зародыша (Minelli, 2003). Осциллирующая транскрипционная активность набора «циклических» генов найдена в пресомитной мезодерме всех исследованных позвоночных. Часы сегментации – осциллирующая генетическая сеть, управляющая ритмичным последовательным подразделением на сомиты удлиняющейся оси тела эмбрионов позвоночных (Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). Сигнальные пути межклеточной коммуникации Notch и Wnt определяют пространственную периодичность формирования сомитов (Lewis et al., 2009; Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). У разных видов позвоночных проявляется циклическая активность разных генов, лишь ортологи генов гомеобокса *Hes1* и *Hes7* циклически у всех исследованных видов, вызывая предположение о том, что эти гены – часть часового механизма сегментации анцестральных позвоночных (Oates et al., 2012). Выявлен мно-

гократно повторяемый цикл экспрессии гена гомеобокса *Hes7*, кодирующего транскрипционный репрессор, который функционирует как эффектор сигнальной системы Notch. Осциляция *Hes7*, включающая петлю отрицательной обратной связи, по-видимому, служит молекулярной основой часов сомитной сегментации (Lewis et al., 2009; Oates et al., 2012).

Осцилирующая активность транслируется в периодические изменения судьбы клеток, группирующихся в когорты, формирующие затем сомиты. Так часы молекулярной сегментации определяют периодичность повторяемого морфогенетического процесса (Oates et al., 2012).

Получены данные об осциляции отдельных клеток пресомитной мезодермы, свидетельствующие о существовании одноклеточных осцилляторов в основе часов сегментации. Показано, что диссоциация клеток пресомитной мезодермы мыши не разрушает индивидуальных осцилляций, но ведет к потере синхронности между клетками (Oates et al., 2012).

У членистоногих паттерн сегментации различен и контролируемые ее генетические механизмы разнообразны (Minelli, 2003; Fusco, 2005). У дрозофилы сегменты тела возникают почти одновременно, чаще же сегменты членистоногих формируются последовательно в передне-заднем направлении из зоны роста, аналогично сомитам позвоночных (Minelli, 2003; Fusco, 2005; Корчагина и др., 2010). Сегментация в развитии таракана *Periplaneta americana* вовлекает механизм, подобный таковому позвоночных, включая циклическую активность Notch (Pueyo et al., 2008). Сходство с сегментацией позвоночных ведет к предположению об опосредованной сигнальной системой Notch сегментации как древнем механизме развития, унаследованном от общего предка насекомых и позвоночных (Pueyo et al., 2008). Выявлен изменяющийся паттерн генной экспрессии сигнального пути Notch в пресегментной зоне представителей насекомых, многоножек и паука. Показано, что в развитии жука *Tribolium castaneum* ген *odd-skipped*, существенный для удлинения зародышевой полоски и сегментации, осциллирует с двухсегментной периодичностью около 95 минут (Andres et al., 2012).

Сегментация тела многоножек, за исключением малого числа передних головных сегментов, обусловлена последовательным механизмом образования морфологических единиц сегментации из задней зоны роста. Показано, что ген, родственник *odd-skipped*, динамично экспрессируется с двухсегментной периодичностью в ростовой зоне многоножки, что может свидетельствовать о высоком консерватизме часов сегментации у артропод (Fusco, 2005; Andres et al., 2012).

Остается неясным, имеет ли часовой механизм сегментации позвоночных и артропод общее происхождение или возник независимо. Изучение сегментации многоножек ведет к предположению о том, что паттерны сегментации – результат многослойного процесса развития, в котором генная экспрессия и эпигенетические механизмы взаимодействуют иерархически.

Задняя зона, возможно – зона продукции периодического сигнала, но скорее «организатор сегментации», чем «генератор» (Fusco, 2005).

Таким образом, итерации (повторы) при трансляционной симметрии контролируются осциллирующей геной экспрессией, и молекулярные осцилляторы представляют общую черту сегментации различных животных.

МАСШТАБНАЯ СИММЕТРИЯ

Масштабная симметрия проявляется при фрактальном морфогенезе. Многие биологические структуры и процессы характеризуются свойствами фракталов: масштабной инвариантностью (самоподобием) и фрактальной размерностью (Mandelbrot, 1983; Weibel, 1991). Фрактальная геометрия провозглашена принципом дизайна живых организмов (Weibel, 1991). Масштабная симметрия именуется также симметрией подобия и симметрией расширения (Шубников, 1960; Вейль, 2003; Джан, 2006; Стьюарт, 2007; Урманцев, 2007; Заренков, 2009.)

Масштабной симметрией характеризуются фрактальные, иерархические формы (Mandelbrot, 1983; Джан, 2006; Стьюарт, 2007). Том (2002) рассматривает фрактальные дискретные множества (например, Кантора) и ветвящиеся множества как обобщенные катастрофы сложной морфологии.

Ветвление фрактальных структур – важный механизм морфогенеза многоклеточных животных и растений. Масштабная симметрия, самоподобие – типичная черта фрактального морфогенеза.

Колониальные животные с повторяющимися модульными элементами – фрактальные организмы. Фрактальные структуры обычны не только для седентарных колониальных организмов. Внутри организма животных ветвящиеся структуры не столь очевидны (Davies, 2005), но у большинства многоклеточных животных организм заполнен такими ветвящимися фрактальными системами, как дыхательная, выделительная, кровеносная, лимфатическая. Формирование ветвящихся бронхиальных фрактальных деревьев – классический пример фрактального морфогенеза (Mandelbrot, 1983; Metzger, Krasnov, 1999; Fleury et al., 2005).

Ветвление максимизирует общую площадь контакта между структурой и окружением и дает упаковку этой контактной области в малом объеме, т.е. организм получает некоторое функциональное преимущество (Исаева *и др.*, 2004, Исаева, 2005, 2009; Davies, 2005; Isaeva et al., 2006; 2012). Разветвленная система отростков нейронов используется для сбора и интеграции сигналов (Исаева *и др.*, 2004, 2006; Davies, 2005). Топологические и фрактальные преобразования сквозных эпителиальных систем в эволюции и развитии многоклеточных животных увеличивают площадь поверхности, отделяющей внутреннюю среду организма от ее окружения, тем самым способствуя лучшей адаптации организма. Фрактальные структуры можно рассматривать как функционально оптимизированный дизайн Metazoa.

Все ветвящиеся биологические структуры генерируются вариациями немногих общих механизмов. Простейшая форма – дихотомическое ветвление. Другой распространенный механизм создания ветвящихся биологических структур – слияние первоначально отдельных элементов (Davies, 2005).

Ветвление эпителиальных трубочек в различных ветвях животного мира контролируется консервативным генетическим механизмом (Metzger, Krasnov, 1999; Warburton et al., 2000; Minelli, 2003; Fleury et al., 2005). Биологический алгоритм фрактального морфогенеза сходен у насекомых и хордовых. Каждый из нескольких начальных шагов ветвления контролируется отдельным геном, но затем в ходе морфогенеза дыхательной системы млекопитающих и дрозофилы найдена многократно повторяемая экспрессия генов, кодирующих фактор роста фибробластов и его рецептор, при прохождении каждого последовательного шага ветвления (Metzger, Krasnov, 1999; Warburton et al., 2000). Такой алгоритм последовательного развития фрактальных модулей – эффективный путь морфогенеза на основе относительно сжатой генетической программы.

Исследован повторяемый, самоподобный морфогенез ветвящихся эпителиальных каналов гастро-васкулярной системы сцифомедузы *Aurelia aurita*, жаберной трахейной системы личинок поденок *Siphonurus immanis* и *Parameletus chelififer*, а также нейронов центральной нервной системы рыб *Pholidapus dybowskii*, *Oncorhynchus keta* и *Oncorhynchus masou* (Исаева и др., 2004, 2006; Исаева 2005, 2009; Isaeva et al., 2006, 2012). Сделано заключение об адаптивности и эволюционных преимуществах биологического фрактального морфогенеза, обеспечивающего морфофункциональную пластичность и сжатое генетическое кодирование. Важная черта фрактального морфогенеза – его пластичность, обеспечивающая возможность адаптивных реакций, в частности, после повреждения.

Итак, повторяемость морфогенетических событий, алгоритм итерации, рекурсивности весьма обычен в развитии.

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ

Биологическая симметрия всегда несовершенна. У билатерально симметричных животных в той или иной мере проявляется флуктуирующая асимметрия как изменчивость в пределах организма (Захаров, 1987; Rasskin-Gutman, Izpisua-Belmonte, 2004). Биологические фрактальные структуры неизбежно проявляют стохастическую вариабельность, и симметрия подобия биологических фрактальных структур неизбежно порождает флуктуирующую асимметрию.

Для оценки соотношения порядка и хаоса в организации систем ветвящихся каналов сцифомедузы *Aurelia aurita* и личинок поденок *Siphonurus immanis* и *Parameletus chelififer* сравнивались паттерны этих систем, пред-

ставленные в виде стандартных фрактальных деревьев, в симметричных частях одного организма (Исаева и др., 2004; Isaeva et al., 2012). В морфогенезе ветвящихся каналов гастро-васкулярной системы *A. aurita* только два или три начальных шага ветвления стереотипны. По-видимому, строго детерминированы только самые общие морфологические черты развития гастро-васкулярной системы *A. aurita*: 4-лучевая симметрия, формирование восьми ветвящихся и восьми не ветвящихся каналов, первые 2-3 шага ветвления. Существенная черта последующего ветвления каналов – вариабельность, ведущая к проявлению флуктуирующей асимметрии. Отчетливо выявляется граница между порядком и хаосом в структурной организации ветвящихся каналов *A. aurita* (Исаева и др., 2004; Isaeva et al., 2006, 2008). Нерегулярное, хаотизированное ветвление каналов гастро-васкулярной системы *A. aurita* – следствие асинхронного и топографически вариабельного развития новых ветвей (Чернышев, Исаева, 2002). Наличие нескольких пар жаберных лепестков у каждой личинки поденки дает обильный материал для анализа флуктуирующей асимметрии дыхательной системы и свидетельствует о нарастающей хаотизации ветвления трахейных деревьев.

Итак, в ходе онтогенеза пространственная и временная вариабельность ветвления возрастает, разрушая радиальную симметрию каждого индивида медузы и билатеральную симметрию каждой личинки поденки.

Фрактальные системы организма – структурная визуализация, запись динамики морфогенетических процессов, включающих элементы хаоса. Каскад бифуркаций в процессе ветвления ведет к нарастанию элементов хаоса, разрушению симметрии организма и проявлениям флуктуирующей асимметрии.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ АСИММЕТРИИ ПРАВОЙ И ЛЕВОЙ СТОРОН ТЕЛА

Различия правой и левой сторон тела билатерально симметричных животных, включающие асимметрию внутренних органов, генетически детерминированы (Minelli, 2003). Органы позвоночных расположены асимметрично не только вдоль передне-задней и дорсо-вентральной осей, но также и относительно оси, разделяющей левую и правую стороны тела (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009). В развитии млекопитающих лево-правая ось устанавливается последней (Hirokawa et al., 2009). Детерминация различий левой и правой сторон тела млекопитающих вовлекает морфофункциональную асимметрию компонентов двигательной системы клеток (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009). Ключом к выявлению механизма разрушения симметрии левой и правой сторон тела человека послужил синдром Картагенера, при котором аксонемы ресничек и жгутиков лишены динеинового молекулярного мотора, необходимого для подвижности ресничек и жгутиков (Baum, 2006; Hirokawa et al., 2009). Примерно половина пациентов с таким синдромом обладала органами, расположенными в обратной

по отношению к норме ориентации (*situs inversus*): детерминация левой и правой сторон оказывалась случайной (Hirokawa et al., 2009).

Так называемый узелок (*nodus*), небольшая ямка, временно формируемая на стадии гастролы зародышей млекопитающих по средней линии вентральной поверхности, покрыта эпителием, включающим 200-300 моноцилиарных клеток. Реснички этих клеток подвижны и интенсивно вращаются. Вращение нодальных ресничек по часовой стрелке генерирует направленный влево поток внезародышевой жидкости, и этот поток разрушает симметрию развития правой и левой сторон зародыша (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009). Отсутствие KIF3, моторного белка KIF3 суперсемейства кинезинов, ведет к утрате ресничек (Hirokawa et al., 2009).

Итак, поток направляемой нодальными ресничками жидкости генерирует лево-правую асимметрию, устанавливая градиент внеклеточной молекулярной сигнализации. Гены *nodal* и *lefty*, контролирующие спецификацию лево-правой оси, экспрессируются в левой латеральной пластинке мезодермы. Сигнальная система *Nodal* требуется для асимметричного морфогенеза кишечника и долей легких; в отсутствие сигнального пути *Nodal* асимметрия органов теряется. Взаимодействие *Nodal/Lefty*, по-видимому, амплифицирует малые начальные различия левой и правой сторон (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009).

Исследование различных мутантов мыши показало, что локальный направленный влево поток, генерируемый всего лишь двумя вращающимися ресничками, достаточен для разрушения латеральной симметрии зародыша и инициации асимметрии левой и правой сторон (Shinohara et al., 2012). Эти результаты свидетельствуют о высокой чувствительности системы, способной реагировать на очень слабый направленный поток (Shinohara et al., 2012).

У дрозофилы некоторые внутренние структуры, включая кишечник и гениталии, асимметричны слева и справа. Различия левой и правой сторон тела дрозофилы зависят от одной из моторных молекул немышечного миозина (Baum, 2006). Скрининг мутаций, влияющих на дефекты петли кишечника и расположения генитального диска, выявил связанный с активным мотор *Myo31DF*, в отсутствие которого эти структуры располагались на противоположной стороне (Baum, 2006). Таким образом, генетически детерминированная лево-правая асимметрия у *Bilateria* зависит от цепи событий, включающих у позвоночных и дрозофилы морфофункциональную асимметрию компонентов клеточной опорно-двигательной системы.

МОДУЛЯРНОСТЬ

Для описания относительно независимых, функционально взаимодействующих частей организма введена концепция модуля. Модуль входит в интегрированный комплекс организма и служит единицей в развитии и эволюции (Gould, 2002; Minelli, 2003). Модульность рассматривается как

принцип эволюции, в соответствии с которым новые сложные структуры могут создаваться путем комбинаторики уже существующих модулей.

Представление о модулярности процессов онтогенеза базируется на открытии дискретных автономных единиц эмбрионального развития у зародышей морского ежа (Raff, Sly, 2000) и независимости развития определенных частей зародыша, например, почки конечности, зачатков зубов (Gilbert, 2006). Диссоциируемые процессы онтогенеза можно представить в виде дискретных блоков, модулей, способных изменяться, мало затрагивая при этом другие события онтогенеза; отдельные элементы развивающегося организма также можно представить в виде дискретных модулей, способных к изменению.

Относительная автономия, модулярность отдельных стадий и процессов развития дает возможность формирования в ходе эволюции животных разнообразных планов строения и типов развития. Модулярность и повторяемость элементов создает основу для дивергенции с сохранением прежних функций и приобретением новых, что служит фундаментом эволюционных изменений любого масштаба. Возможны трансформация, вставка, делеция, замещение ступеней развития, модификация развития относительно времени (гетерохрония) и места (гетеротопия), перенос эволюционных новшеств в другие фазы жизненного цикла (Scholtz, 2008). Определены три основных способа эволюционных преобразований онтогенеза: диссоциация (разобшение) событий и процессов индивидуального развития во времени и пространстве, дупликация, умножение частей с последующей дивергенцией и кооптация существующей черты для выполнения новой структуры или функции (Raff, Sly, 2000). Наиболее известная форма диссоциации – гетерохрония. Умножение (дупликация, полимеризация) гомологичных частей тела выделено в качестве одного из важных принципов эволюционных преобразований плана строения животных Догелем (1954).

Модулями раннего развития могут быть клеточные линии, зародышевые листки, морфогенетические поля как территории генной экспрессии; в более позднем развитии это повторяющиеся стандартные части многих сложных структур, например, клетки ресничного шнура личинок, ромбомеры и позвонки у позвоночных (Raff, Sly, 2000; Winther, 2005). Структурно-функциональные модули служат строительными блоками организма: сегменты с осевыми структурами и придатками, более крупные модули (тагмы) членистоногих – торакс, абдомен (Wagner et al., 2005; Winther, 2005). Морфологическое разнообразие в пределах типа членистоногих – следствие вариабельности числа сегментов, паттерна тагм, специализации сегментов и их придатков. Холл (Hall, 2000) рассматривает нервный гребень позвоночных как четвертый зародышевый листок. Согласно Холлу, мезодерма и нервный гребень представляют собой

вторичные зародышевые листки. Минелли (Minelli 2003) предполагает, что конечности – эволюционные дубликаты основной оси тела, лишённые энтодермы.

Модулярность повсеместна: организм высших животных построен модулярным образом; картирование генотип-фенотип модулярно; механизмы развития включают модулярные единицы, подобные элементам детского конструктора (Kirschner, Gerhart, 2005). В эволюции онтогенезов стандартные части используются неоднократно, новые гены не изобретаются каждый раз при изменении развития, происходит модификация относительно малого числа регуляторных генов (Raff, Sly, 2000).

Полиэмбриония как развитие целого зародыша из одного из ранних бластомеров, т.е. бесполое размножение на ранней эмбриональной стадии, известна у представителей нескольких различных таксонов животного мира (Staig et al., 1997). Для полиэмбрионии характерна многократная повторяемость стадии дробления. Полиэмбриония как вставка бесполого размножения, бластогенеза в процесс раннего развития изменяет процесс эмбриогенеза на стадии дробления и разрушает относительный консерватизм эмбрионального развития.

Пространственная и временная модулярность организмов – важный аспект развития и эволюции. Повторение модулярных структур определяет трансляционную симметрию метамерных организмов и масштабную симметрию биологических фрактальных (точнее, квазифрактальных) структур.

КАРТИРОВАНИЕ ГЕНОТИПА В СИММЕТРИЮ ОРГАНИЗМА

В ходе оогенеза генная экспрессия картируется в кортикальное морфогенетическое поле, создается внегеномная развертка морфогенетической информации, определяющей пространственно-временной порядок событий раннего развития.

Создаваемая в ходе оогенеза регуляторная информация доносит осевую архитектуру до взрослого организма, определяя его осевой паттерн. Известно, что гены семейства *Hox* контролируют региональные различия генной экспрессии, транслируемые затем в морфологические различия зародыша, сегментацию тела и формирование разнообразия строения сегментов. Например, паттерн зародыша дрозофилы формируется как результат активности каскада генов, устанавливающих план тела вдоль передне-задней и дорсо-вентральной осей. Градиенты концентрации белковых продуктов *bicoid* и нескольких других материнских *Hox*-генов – детерминантов переднего и заднего конца, спинной и брюшной частей тела – дают информацию геному клеток об их положении в системе зародыша, детерминируя клеточную судьбу. После оплодотворения и прохождения нескольких циклов ядерных делений эти факторы транскрипции перемеща-

ется из цитоплазмы в ядра клеток и там взаимодействует с регуляторными последовательностями генов-мишеней. Белковые продукты генов этой ступени регуляторного каскада в свою очередь контролируют активность генов следующих уровней, определяющих сегментацию. Последующий этап этого каскада – детерминация различий между сегментами – зависит от функционирования гомеозисных генов-переключателей комплексов Antennapedia и Bithorax (Nüsslein-Volhard, 1991; Gilbert, 2006).

Колинеарность пространственного порядка расположения генов *Hox*-кластера вдоль хромосомы и пространственно-временной последовательности их экспрессии по передне-задней оси зародыша, т. е. соответствие между позицией гена в кластере и местом и временем его экспрессии в развивающемся организме, определяет региональные различия вдоль передне-задней оси тела зародыша (Lewis, 1978; Akam, 1998; Minelli, 2003; Manuel, 2009). Колинеарность экспрессии *Hox*-генов формирует основу для создания векторного градиента позиционной информации в процессе индивидуального развития (Akam, 1998). Явление колинеарности *Hox*-генов – единственный однозначный пример отображения, переноса пространственного порядка расположения генов в пространственно-временной порядок их экспрессии и осевой паттерна зародыша.

Функция регионализации, контроля *Hox*-генами осевого паттерна вдоль передне-задней оси показана для представителей всех трёх эволюционных ветвей билатеральных животных и, вероятно, была присуща их общим предкам, Urbilateria. Предполагается, что дупликация предкового кластера генов *ProtoHox* с образованием двух паралогичных генных кластеров *Hox* и *ParaHox* послужила генетической основой возникновения и дивергенции билатеральных трехслойных животных. На основе такой дупликации и выработки механизма упорядоченной активации генов *Hox*-кластера стало возможным построение тела крупных, сложно организованных животных. В ходе эволюции позвоночных произошло увеличение числа *Hox* кластеров в результате нескольких последовательных раундов дупликации всего генома – четырехкратной у наземных позвоночных и многократной в эволюции рыб, с утратой отдельных *Hox*-генов в различных кластерах (Holland, 1999; Minelli, 2003; Davidson, 2006; Корчагина и др., 2010). Кольчатые черви, членистоногие и хордовые обладают кластерами *Hox*-генов, включающих ряд ортологичных генов (Minelli, 2003; Davidson, 2006). Колинеарность не повсеместна: у ряда представителей Ecdysozoa, а также оболочников и иглокожих в той или иной мере утрачена анцестральная организация кластера *Hox*-генов и их функций (Akam, 1998; Minelli, 2003; Manuel, 2009; Корчагина и др., 2010). Тем не менее, организация упорядоченного кластера *Hox*-генов, вероятно, лучший ключ к пониманию осевого плана строения тела. Итак, пространственное расположение (осевая симметрия) *Hox*-генов в кластерах у Annelida, Arthropoda,

Chordata картируется в паттерн их экспрессии и осевой паттерн будущего животного (Minelli, 2003).

Генерация осевой полярности билатеральных животных вовлекает также консервативные сигнальные системы Wnt, BMP. Возможно, анимально-вегетативная и дорсо-вентральная оси возникли в результате дупликации единой анцестральной оси (Manuel, 2009).

В целом картирование генотип-фенотип опосредовано сложными взаимодействиями генных продуктов, клеток и клеточных систем в процессах развития. Связь между генами и фенотипом – сложная нелинейная сеть сигнальных систем и транскрипционных регуляторов (Davidson, 2006). Эта нелинейная цепь событий вовлекает плейотропию, процессы самоорганизации, физические силы и ключевые влияния внешней среды (Wilkins, 2002). Развитие зависит не только от генетической, но и клеточной памяти (Minelli, 2003).

ФИЗИЧЕСКИЕ И ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СТАНОВЛЕНИЯ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ

Помимо биологических закономерностей, определяющих направления и ограничения морфогенеза, неизбежны его физические и топологические ограничения. Биологические системы – сложные системы, понимание которых не редуцируемо к основным законам физики и химии, тем не менее, эти законы направляют и ограничивают биологический морфогенез. Общие принципы физики, геометрии и топологии применимы к биологии (Bouligand, 1996; Isaeva et al., 2012). Геометрия зародыша несет информацию, не редуцируемую к другим уровням; механозависимость является важным ограничением в развитии организма (Belousov, 2012).

В соответствии с принципом Пьера Кюри прослеживается зависимость ориентации основных осей организма от векторов физических полей окружения. Симметрия живых организмов определяется симметрией воздействий (Заренков, 2009). Седентарные животные, развивающиеся на одном месте, обладают обычно радиальной симметрией, подобно большинству растений. Гравитация вызывает появление различий между верхней и нижней, дорсальной и вентральной сторонами тела (Вейль, 2003; Гарднер, 2007). У подвижных животных неизбежно появляются особенности строения, отличающие переднюю сторону от задней. Передне-задняя ось соответствует направлению движения, с локализацией рта, мозга, глаз и других сенсорных органов в передней части, тогда как дорсо-вентральная ось ориентирована в соответствии с вектором гравитации, с обращенной к субстрату вентральной стороной (Minelli, 2003; Manuel, 2009). Зеркально-симметричное расположение органов движения дает преимущества для прямолинейного движения, поэтому конечности подчиняются билатеральной симметрии более строго, чем внутренние органы (Вейль, 2003).

Возможно, это объясняет вымирание древних билатерий со скользящей симметрией сегментации. Итак, для активного перемещения необходима векторизованность строения тела; ориентация основных осей организма соответствует симметрии физических полей и граничным условиям обитания на разделе физических фаз.

Полярность зародыша устанавливается и без внешних физических воздействий (Заренков, 2009), в биологическом морфогенезе наблюдается и эндогенное возникновение новой симметрии; принцип Кюри действует в периоды нестабильности (Belousov, 2012). При определенных критических, неравновесных условиях действие физических факторов может становиться определяющим либо лимитирующим фактором. Такова роль гравитации в становлении дорсо-вентральной полярности у амфибий птиц, воздействие градиента освещенности на поляризацию зиготы фукоидных водорослей (Исаева, 1994, 2005). Примером физического влияния, детерминирующего асимметрию правой и левой сторон тела позвоночных животных, служит направляемый биением ресничек векторизованный поток жидкости. Подобная зависимость осевой полярности зародыша в зависимости от вектора физического воздействия демонстрирует импринтинг физических градиентов среды биологической системой в соответствии с принципом П. Кюри: симметрия воздействий содержится в эффектах.

Концепции топологии и фрактальной геометрии были применены нами для интерпретации динамики трансформаций симметрии в эволюции и онтогенезе многоклеточных животных (Isaeva et al., 2008, 2012; Presnov et al., 2010). На субклеточном, клеточном и надклеточном уровнях биологической организации гетерогенное распределение структурных компонентов, ионные потоки и генерируемые ими электрические поля, поля механических натяжений, направленного клеточного движения и т.д. проявляются как скалярные, векторные поля и поля направлений. Например, трансклеточные ионные потоки генерируют электрические поля на клеточном и тканевом уровнях; осевая полярность ооцита и яйца демонстрируется в виде трансклеточного ионного потока, генерирующего внеклеточное электрическое поле (Nuccitelli, 1984). Пространственная организация морфогенетических полей анализируема в топологических терминах, и топологический язык может дать при этом адекватное описание биологического морфогенеза. Неизбежность поляризации яйцевой клетки как возникновение топологической сингулярности векторного поля на сфере следует из теоремы Пуанкаре-Хопфа. Согласно этой теореме, векторное поле на сфере неизбежно имеет, по крайней мере, одну сингулярность – точку с нулевым значением поля. Эта сингулярность разрушает сферическую симметрию поля, поляризуя яйцевую сферу (Presnov et al., 2010; Isaeva et al., 2012).

Ооплазматическую сегрегацию можно рассматривать как отображение, картирование шара на себя же (Presnov et al., 2010). Согласно тео-

реме Брауэра, любое непрерывное отображение шара в само себя имеет фиксированную точку. Фиксированная точка непрерывной деформации яйцевой сферы – это сингулярная точка векторного поля смещения кортикальных компонентов. Таким образом, локальный порядок проникновения спермия и ооплазматической сегрегации связан с интегральным порядком и симметрией яйца.

Дробление зиготы создает паттерн клеточных контактов на поверхности зародыша – дискретное морфогенетическое поле с неизбежно присутствующими сингулярностями. Позиционная информация дискретного морфогенетического поля на поверхности дробящегося зародыша определяется теоремой Гаусса-Бонне как связь между локальным и интегральным порядком. Число соседних клеток какой-либо клетки дискретного морфогенетического поля – локальный порядок этого поля, а общее число вершин, ребер и граней графа этого поля – его интегральный порядок. Теорема Гаусса-Бонне определяет дискретную клеточную кривизну (Гауссову кривизну) (Presnov et al., 2010). Если сумма прилегающих граней более 6, кривизна грани становится отрицательной. На поверхности зародыша неизбежно возникают клетки отрицательной и положительной кривизны. Постулирована каузальная связь между отрицательной кривизной поверхности клетки и последующими морфогенетическими клеточными движениями при гастрюляции. По крайней мере, у некоторых животных локализация инвагинации (или иммиграции, погружения клеток) при гастрюляции совпадает с расположением сингулярности отрицательной кривизны, т.е. клетки с высшим значением числа сторон, на вегетативном полюсе, тогда как на анимальном полюсе расположены положительной кривизны (Presnov et al., 2010). Появление бластомеров дробящегося зародыша с различным числом сторон означает разрушение симметрии дискретного морфогенетического поля.

Эволюционные преобразования многоклеточных животных могут быть представлены как топологические модификации эпителиальной поверхности тела. В эволюции Metazoa мы находим несколько топологических трансформаций (Isaeva et al., 2006, 2008, 2012). Возникновение сквозного кишечника – топологическое преобразование важного эволюционного значения, давшая возможность векторизованной дифференциации кишечной трубки и лучшей утилизации питания из окружающей среды. Эпидермальный и кишечный эпителий, эпителий дыхательной системы, целомической системы – пограничные ткани, отделяющие внутреннюю среду организма от наружной окружающей среды. Топологические трансформации поверхности тела в эволюции многоклеточных животных вели к увеличению площади эпителиальной поверхности, что оптимизировало распределение потоков, направленных из внешней среды в организм, и из организма во внешнюю среду, служащую источником питания и кислорода и стоком

эксретов, и обеспечивало лучшую адаптацию организма к окружению.

Устойчивость любого организма и любой структурной формы основывается на геометрической сущности, морфология стремится к форме предельно устойчивой и инвариантной во времени (Том, 2002). Симметрия порождается не генами; это свойства пространства, времени, материи и энергии (Джан, 2006). Неизбежная топологическая зависимость и ограничения трансформаций симметрии интегрированы, встроены в генетически детерминируемые процессы биологического морфогенеза, который не может быть независим от физической и топологической организации нашего пространства. Таким образом, физический и топологический императив как определенный набор правил ограничивает и направляет морфогенез биологических систем (Isaeva et al., 2008; Presnov et al., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная), в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия, включающая и нелинейные преобразования.

Цитоскелетно/моторная система яйцеклетки функционирует как глобальный морфогенетический детерминант, определяющий преобразования симметрии и осевые координаты зародыша. Фундаментальные трансформации симметрии на клеточном уровне в ходе оогенеза и раннего развития животных детерминирует осевые координаты будущего организма, тогда как в ходе последующего развития масштаб трансформаций симметрии уменьшается. Морфогенез ветвящихся эпителиальных каналов порождает флуктуирующую асимметрию, разрушающую радиальную или билатеральную симметрию организма. В процессе фрактального морфогенеза и других проявлений флуктуирующей асимметрии возрастает уровень хаоса.

Повторяемые события в процессах сегментации (трансляционная симметрия) и ветвления каналов фрактальных систем организма (симметрия подобия) контролируются многократной, осциллирующей экспрессией контролирующих их генов или контуров генных сетей, представляя собой эффективный способ морфогенеза на основе относительно небольшой генетической программы. В эволюции использованы многократные повторы генов, модулей генных сетей, генных кластеров и целых геномов. В индивидуальном развитии повторяются некоторые этапы морфогенеза (например, при сегментации, ветвлении дыхательной системы, морфогенезе желез и т. д.), при полиэмбрионии и других типах бесполого размножения – стадии дробления, бластуляции, гастрюляции, и весь процесс бластогенеза. Итерации – эффективный и рациональный способ умножения и последующей дивергенции удачных эволюционных находок, базирующийся на трансляционной симметрии.

Неизбежность преобразований симметрии в ходе развития программирована генетически и эпигенетически. Явление коллинеарности *Нох*-генов – единственный однозначный пример отображения, переноса пространственного порядка расположения генов в пространственно-временной порядок их экспрессии и осевой паттерн зародыша и будущего организма, обычно же отображение генотип-фенотип опосредовано сложной нелинейной сетью взаимодействий генных продуктов, клеток и их систем в процессах развития.

Неизбежная зависимость преобразований симметрии от физических, геометрических и топологических свойств пространства встроена, интегрирована в процессы биологического морфогенеза. Физический и топологический императив лимитирует и направляет биологическое формообразование, которое не может быть независимым от физической и топологической организации нашего пространства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.А.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М. С. 385.
- Вейль Г.* 2003. Симметрия. М.: УРСС. 192 с.
- Гарднер М.* 2007. Этот правый, левый мир. М.: Комкнига. 272 с.
- Джан Р.В.* 2006. Филлотаксис: системное исследование морфогенеза растений. Москва-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований. 464 с.
- Догель В.А.* 1962. Общая паразитология. Л. 464 с.
- Заренков Н.А.* 2009. Биосимметрия. М.: Либроком. 320 с.
- Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных: популяционно-фенетический подход. М.: Наука. 216 с.
- Исаева В.В.* 1994. Клетки в морфогенезе. М.: Наука. 224 с.
- Исаева В.В.* 2005. Синергетика для биологов. Вводный курс. М.: Наука. 158 с.
- Исаева В.В.* 2009. Фрактальные и хаотические паттерны животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 1. С. 199–218.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю.* 2004. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе. Владивосток: Дальнаука. 162 с.
- Исаева В.В., Пуцина Е.В., Каретин Ю.А.* 2006. Изменение морфометрических показателей и фрактальной размерности нейронов спинного мозга в онтогенезе симы *Oncorhynchus masou* // Биология моря. Т. 32. С. 125–133.
- Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А.* 2010. *Нох*-кластер и эволюция морфогенезов. Онтогенез. Т. 41. № 5. С. 353–363.
- Стьюарт И.* 2007. Какой формы снежинка? Магические числа в природе. М.: Мир книги. 192 с.

- Том Р. 2002. Структурная устойчивость и морфогенез. М.: Логос. 280 с.
- Урманцев Ю.А. 2007. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Комкнига. 232 с.
- Шубников А.В. 1960. Симметрия подобия. Крист. Т. 5. № 4. С. 489–496.
- Чернышев А.В., Исаева В.В. 2002. Формирование хаотических паттернов гастроваскулярной системы медузы *Aurelia aurita* в онтогенезе // Биология моря. Т. 28. С. 377–381.
- Akam M. 1998. Hox genes: from master genes to micromanagers // *Current biol.* V. 24. P. 676–678.
- Andres F., Sarrazin A.F., Peel A.D., Averof M. 2012. A segmentation clock with two-segment periodicity in insects // *Science.* V. 336. P. 338–341.
- Baum B. 2006. Left-right asymmetry: Actin-myosin through the looking glass // *Current biol.* V. 16. P. R502–R504.
- Aulehla A., Pourquié O. 2010. Signaling gradients during paraxial mesoderm development // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2:a000869.
- 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.
- Bouligand Y. 1996. Morphological singularities and macroevolution // *Mem. soc. ital. sci. Natur. mus. civ. stor. natur. Milano.* V. 27. P. 89–94.
- Craig S.F., Slobodkin L.B., Wray G.A., Biermann C.H. 1997. The ‘paradox’ of polyembryony: A review of the cases and a hypothesis for its evolution // *Evol. ecol.* V. 11. P. 127–143.
- Davidson E.H. 2006. The regulatory genome: Gene regulatory networks in development and evolution. San Diego: Academic press. 304 p.
- Davies J.A. 2005. Why a book on branching, and why now? / Ed. J.A. Davies. *Branching morphogenesis.* New York: Eureka.com and Springer Science+Business Media. P. 1–7.
- Flcury V., Watanabe T., Nguyen T.-H. et al. 2005. Physical mechanisms of branching morphogenesis in animals: From viscous fingering to cartilage rings branching morphogenesis / Ed. J.A. Davies. New York: Eureka.com and Springer Science+Business Media. P. 202–234.
- Fusco G. 2005. Trunk segment numbers and sequential segmentation in myriapods // *Evol. devel.* V. 7. P. 608–617.
- Gilbert S.F. 2006. *Developmental biology.* Sunderland: Sinauer ass. inc. uubl. 751 p.
- Goldstein B., Hird S.N. 1996. Specification of the anteroposterior axis in *Caenorhabditis elegans* // *Development.* V. 122. P. 1467–1474.
- Gould S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory.* Cambridge, USA: Harvard univ. press. 1433 p.
- Hall B.K. 2000. The neural crest as a fourth germ layer and vertebrates a quadroblastic not triploblastic // *Evol. Develop.* V. 2. P. 3–5.

- Hirokawa N., Tanaka Y., Okada Y.* 2009. Left-right determination: Involvement of molecular motor KIF3, cilia, and nodal flow // *Cold spring harb. perspect. biol.* V. 1. a000802.
- Holland P.W.H.* 2001. Beyond the Hox: how widespread is homeobox gene clustering? // *J. anat.* V. 199. P. 13–23.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2008. *Analysis situs* of spatial-temporal architecture in biological morphogenesis / *Progress in mathematical biology research*. Ed. J.T. Kelly. N.-Y.: Nov. sci. publ. P. 141–189.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2012. Topological singularities and symmetry breaking in development // *BioSystems.* V. 109. P. 280–298.
- Isaeva V.V., Presnov E.V., Chernyshev A.V.* 2006. Topological patterns in metazoan evolution and development // *Bull. math. biol.* V. 68. P. 2053–2067.
- Johnson M.N., Maro B.A.* 1985. A dissection of the mechanisms generating and stabilizing polarity in mouse 8- and 16-cell blastomeres: the role of cytoskeletal elements // *J. embryol. exp. morphol.* V. 90. P. 311–334.
- Kirschner M.W., Gerhart J.C.* 2005. *The plausibility of life.* New Haven and London: Yale univ. press. 314 p.
- Kirschner M., Newport J., Gerhart J.* 1985. The timing of early developmental events in *Xenopus* // *Trends genet.* V. 1. P. 41–47.
- Kyozuka K.* 1993. The mechanism of sperm penetration in starfish // *Bull. mar. biol. stn. Asamushi, Tohoku univ.* V. 19. P. 1–15.
- Levine M., Davidson E.H.* 2005. Gene regulatory networks for development // *Proc. nat. acad. sci.* V. 102. P. 4936–4942.
- Lewis E.B.* 1978. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila* // *Nature.* V. 276. P. 565–570.
- Lewis J., Yanisch A., Holder M.* 2009. Notch signaling, the segmentation clock, and the patterning of vertebrate somites // *J. biol.* V. 8. P. 44.
- Li R., Bowerman B.* 2010. Symmetry breaking in biology // *Cold spring harb. perspect. biol.* V. 2. a003475.
- Mandelbrot B.B.* 1983. *The fractal geometry of nature.* N.-Y.: Freeman. 468 p.
- Manuel M.* 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans // *C. r. biol.* V. 332. P. 184–209.
- Metzger R.J., Krasnow M.A.* 1999. Genetic control of branching morphogenesis // *Science.* V. 284. P. 1635–1639.
- Minelli A.* 2003. *The development of animal form. Ontogeny, morphology, and evolution.* Cambridge univ. press: Cambridge e a.
- Nuccitelli R.* 1984. The involvement of transcellular ion currents and electric fields in pattern formation / *Pattern formation. A primer in developmental biology.* Eds G.M. Malacinski, S.V. Bryant. London e a.: MacMillan. P. 23–46.
- Nüsslein-Volhard C.* 1991. Determination of the embryonic axes of *Drosophila* // *Development. Suppl.* 1. P. 1–10.

- Oates A.C., Morelli L.G., Ares S.* 2012. Patterning embryos with oscillations: structure, function and dynamics of the vertebrate segmentation clock // *Development*. V. 139. P. 625–639.
- Presnov E., Isaeva V., Kasyanov N.* 2010. Topological determination of early morphogenesis in Metazoa // *Theor. biosci.* V. 129. P. 259–270.
- Pueyo J.I., Lanfear R., Couso J.P.* 2008. Ancestral Notch-mediated segmentation revealed in the cockroach *Periplaneta Americana* // *Proc. nat. acad. sci. USA*. V. 105. P. 16614–16619.
- Raff R.A., Raff E.C.* 2009. Evolution in the light of embryos: seeking the origins of novelties in ontogeny / Form and function in developmental evolution. Eds M.D. Laubichler, J. Maienschein. Cambridge e a.: Cambridge univ. press. P. 83–111.
- Raff R.A., Sly B.J.* 2000. Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development // *Evol. devel.* V. 2. P. 102–113.
- Rasskin-Gutman D., Izpisua-Belmonte J.C.* 2004. Theoretical morphology of developmental asymmetries // *BioEssays*. V. 26. P. 405–412.
- Rosen J.* 2008. Symmetry Rules. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Sawada T.* 1988. The mechanism of ooplasmic segregation in the ascidian egg // *Zool. sci.* V. 5. P. 667–675.
- Schier A.F.* 2009. Nodal morphogens // *Cold spring harb. perspect. biol.* 1:a003459
- Scholtz G.* 2008. On comparisons and causes in evolutionary developmental biology / Evolving pathways. Key themes in evolutionary developmental biology. Eds A. Minelli, G. Fusco. Cambridge e a.: Cambridge univ. press. P. 144–159.
- Shapiro B.M., Schackman R.W., Gabel C.A.* 1981. Molecular approaches to the study of fertilization // *Ann. rev. biochem.* V. 50. P. 815–843.
- Shinohara K., Kawasumi A., Takamatsu A.* et al. 2012. Two rotating cilia in the node cavity are sufficient to break left-right symmetry in the mouse embryo // *Nat. commun.* V. 3. P. 622.
- Wagner G.P., Mezey J., Calabretta R.* 2005. Natural selection and the origin of modules / Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems. Eds W. Callebaut, D. Rasskin-Gutman. The Vienna series in theoretical biology. London: MIT press. P. 33–50.
- Warburton D., Schwarz M., Tefft D.* et al. 2000. The molecular basis of lung morphogenesis // *Mech. devel.* V. 92. P. 55–81.
- Weibel E.R.* 1991. Fractal geometry – a design principle for living organisms // *Amer. j. physiol.* V. 261 P. 361–369.
- Wilkins A.S.* 2002. The evolution of developmental pathways. Sunderland, USA: Sinauer.
- Winther R.G.* 2005. Evolutionary developmental biology meets levels of selection: Modular integration or competition, or both? / Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems. Eds W. Callebaut, D. Rasskin-Gutman. The Vienna Ser. in theoretical biology. London: MIT press. P. 61–90.

SYMMETRY TRANSFORMATIONS IN THE ONTOGENY AND EVOLUTION

© 2013 V.V. Isaeva

Symmetry transformations are fundamental phenomena in the development and evolution of multicellular animals. Symmetry transformations at the cellular level during ovogenesis and early development determine basic axis of the future organism, whereas the scale of the transformation of symmetry is reduced in the further development. Large-scale symmetry (symmetry of similarity) in biological morphogenesis appears addition to these classical forms of symmetry: the rotational (radial), mirror (bilateral) and portable (translational). The chaos is growing in the process of fractal morphogenesis and other demonstrations of fluctuating asymmetry. Biological symmetry and other variants of morphofunctional iterations – is an effective way of morphogenesis using iteration of genetic programs.

СИММЕТРИЯ, АСИММЕТРИЯ, ДИССИММЕТРИЯ И ЭНАНТИОМОРФИЗМ ПОЛИЭДРИЧЕСКИХ ФОРМ

Ю.Л. Войтеховский

Геологический институт КНЦ РАН, г. Апатиты
woyt@geoksc.apatity.ru

В статье рассмотрены последние результаты по перечислению и описанию точечными группами симметрии комбинаторного многообразия выпуклых полиэдров. Оно является фоном, на котором развивается морфогенез полиэдрических минеральных и биологических индивидов в их онтогенезе и филогенезе во всем разнообразии проявлений: симметрии, асимметрии, диссимметрии, энантиоморфизме.

ВВЕДЕНИЕ

Симметрия, асимметрия, диссимметрия и энантиоморфизм природных форм как результат морфогенеза, компромисс внутренних потенциалов объекта и ограничений среды – классическая тема исследований в естественных науках. Их рассмотрение на примере полиэдрических форм правомерно и интересно по двум причинам. Во-первых, они чрезвычайно распространены в минеральной природе. Идеальные кристаллы суть выпуклые полиэдры. На том стоят теоретические разделы кристаллографии и минералогии. Но полиэдрические формы встречаются и в биологической природе: скелеты радиолярий, икосаэдрические вирусы, ценобии вольвоксовых зелёных водорослей, пыльца растений и т. д. – вопрос лишь в степени их геометрической идеализации. Во-вторых, именно на полиэдрических формах классическая теория симметрии и ее многие расширения получили наибольшее развитие и наглядную интерпретацию, что важно для их понимания и междисциплинарного использования.

ВЫПУКЛЫЕ ПОЛИЭДРЫ: СИММЕТРИЯ, АСИММЕТРИЯ, ЭНАНТИОМОРФИЗМ

Интуитивно ясно, что для своих полиэдрических созданий природа берет модели из некоторой «базы данных». Но насколько она велика, как различать и перечислять полиэдрические формы, каковы акценты внутри их многообразия? Эта проблема давно интересовала математиков, поначалу – без приложений к природным объектам. Уже на ранней стадии исследования были сформулированы фундаментальные понятия комбинаторного типа и комбинаторной (топологической) симметрии полиэдра. Комбинаторный тип – способ организации полиэдра из данного набора n -угольных граней – определяет полиэдр с точностью до непрерывной деформации. Комбинаторная симметрия – точечная группа симметрии самого симметричного полиэдра данного комбинаторного типа (в данном классе комбинаторной эквивалентности).

Несмотря на кажущуюся ясность категории симметрии, ее не просто определить по сути. Чаще всего под симметрией конечной формы понимают ее составленность из равных частей. Некоторым движением, физически реализуемым (повороты) или не реализуемым (отражения), одна часть формы переводится (или вовсе не переводится) в другую. Группа (понимаемая в точном алгебраическом смысле) движений, переводящих форму в себя, и характеризует ее симметрию. Что касается асимметрии, то сегодня не существует иного способа определить ее иначе, как через отрицание симметрии. Кажется, она фундаментальным образом связана с движением, неустойчивостью состояний и должна быть приспособлена к описанию именно этих функций природных систем. Возможно, именно в биологии будет осознан принцип позитивного (конструктивного, без отрицающей приставки «а») определения асимметрии и классификации таких форм.

Богатая история систематического изучения комбинаторного многообразия выпуклых полиэдров, охватившая вторую половину XIX и весь XX век, описана в каталогах (Войтеховский, Степенщиков, 2008а, б). Результат может показаться незначительным, ведь на сегодня перечислены «всего лишь» 4- ... 12-эдры и простые (в каждой вершине сходятся ровно три грани) 13- ... 16-эдры. Но обратим внимание на число n -эдров с ростом n от 4 до 12: 1, 2, 7, 34, 257, 2606, 32300, 440564, 6384634; и число простых n -эдров с ростом n от 13 до 16: 49566, 339722, 2406841, 17490241 – оно растет быстрее, чем экспонента. А ведь это лишь начало многообразия. Разбиения классов n -эдров по числу вершин дано в таблице 1.

Какова симметричная статистика изученного многообразия? Все 4-, 5- и 6-эдры комбинаторно симметричны. Среди 7-эдров комбинаторно асимметричны 7 (20.588 %), 8-эдров – 140 (54.475 %), 9-эдров – 2111 (81.005 %), 10-эдров – 30014 (92.923 %), 11-эдров – 430494 (97.714 %), 12-эдров – 6336013 (99.238 %), простых 13-эдров – 47030 (94.884 %), 14-эдров – 331796 (97.667 %),

Таблица 1. Числа комбинаторно различных n-эдров с v вершинами.

$\downarrow n, \rightarrow v$	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
4	1												
5		1	1										
6		1	2	2	2								
7			2	8	11	8	5						
8			2	11	42	74	76	38	14				
9				8	74	296	633	768	558	219	50		
10				5	76	633	2635	6134	8822	7916	4442	1404	233
11					38	768	6134	25626	64439	104213	112082	79773	36528
12					14	558	8822	64439	268394	709302	1263032	1556952	1338853

$\downarrow n, \rightarrow v$	16	17	18	19	20	22	24	26	28
10	233								
11	36528	9714	1249						
12	1338853	789749	306470	70454	7595				
13						49566			
14							339722		
15								2406841	
16									17490241

15-эдров – 2382352 (98.983 %), 16-эдров – 17411448 (99.550 %). В многообразии установлены полиэдры 24 кристаллографических (1, 2, m, -1, 3, 222, mm2, 4, 2/m, -4, 32, -6, 3m, 4mm, mmm, -42m, -6m2, -3m, 6mm, 23, 4/mmm, 6/mmm, -43m, m3m) и 20 некристаллографических (5m, 7m, -82m, 8mm, 9m, -10m2, -5m, 10mm, 11m, -12m2, -7m, -14m2, 8/mmm, -18m2, 10/mmm, -22m2, 12/mmm, -26m2, 14/mmm, -3-5m) классов симметрии. Они не найдены в кристаллографических классах -3, 4/m, 422, 6, 6/m, 622, m3, 432, что представляет интересную задачу.



Рис. 1. Простейшие комбинаторно-асимметричные полиэдры в проекции Шлегеля на одну из граней.



Рис. 2. Простейшие полиэдры с точечной группой симметрии 2.

Главный вывод состоит в том, что с ростом n доля комбинаторно асимметричных n -эдров асимптотически стремится к 100 %. Но она возникает на определённом уровне сложности, а именно с 7-эдров (7 из 34, рис. 1) и далее стремительно нарастает. Среди малой толики симметричных форм преобладают (по убыванию) точечные группы симметрии m , 2 и mm_2 . На их фоне прочие группы симметрии встречаются крайне редко.

Энантиоморфизм допускают не только комбинаторно асимметричные формы. Важно, чтобы в их группе симметрии содержались лишь повороты. Такая форма с группой симметрии 2 впервые появляется среди 6-эдров, среди 7-эдров их 4 (рис. 2), среди 8-эдров – 22, далее их число быстро растёт.

С ростом n постепенно проявляются всё новые энантиоморфные группы: 3 среди 9-эдров, 222 среди 10-эдров, 32 среди 11-эдров (рис. 3) и т. д. По-видимому, выявленные симметричные свойства комбинаторного многообразия выпуклых полиэдров – в особенности тотальная асимметрия – в целом характеризуют 3D евклидово пространство. Но тогда они должны отражаться в морфогенезе минеральных и биологических форм.

Например, Н.А. Заренков (2009) обсуждает стадии дробления в эмбриогенезе животных, рассматривая клетку, окружённую другими клетками, в комбинаторном приближении как полиэдр. Среди типов дробления им выделяется спиральное. Из сказанного выше следует, что спиральный характер клеточной структуры может быть заложен по формальной геометрической причине не ранее, чем на третьей стадии дробления blastomerov – простейшая энантиоморфная клетка является 6- или 7-эдром, что с учетом окружающих клеток требует 7- или 8-клеточного кластера.



Рис. 3. Простейшие полиэдры с точечными группами симметрии 3, 222 и 32.

ПРОСТРАНСТВА В.И. ВЕРНАДСКОГО, ПРИНЦИП П. КЮРИ И ДИССИММЕТРИЯ

Категорию диссимметрии целесообразно рассматривать в столкновении идей В.И. Вернадского о пространствах земной реальности и принципа П. Кюри. «Натуралист, исходя из школьной рутины, все время мыслил о едином пространстве, но не о разных природных пространствах, не о состояниях пространства. <...> В течение тысячелетий, говоря о природных или естественных телах, он не сознавал и не утверждал (что сейчас приходится делать), что каждое природное тело и каждое природное явление имеет свое собственное материально-энергетическое пространство, которое натуралист изучает, изучая симметрию. Утверждая это, я ввожу в геологию новое определение – пространство земной реальности, то, которое всегда изучает неизбежно натуралист» (Вернадский, 1965, с. 166).

Для описания состояний пространств земной реальности Вернадский нашел в качестве инструмента адекватное по широте эмпирическое обобщение – принцип диссимметрии П. Кюри. «Продолжающиеся до сих пор попытки свести все природные проявления пространства или пространства-времени в их эмпирическом выявлении к одному Эвклидову пространству не привели к точным результатам и не дают ясной картины окружающего. Мне представляется безнадежным и неоправданным научной логикой продолжать эти попытки. Мысль Кюри о диссимметрии как состояниях пространства открывает, мне кажется, нам новые возможности, новые пути понимания окружающих нас земных явлений» (Вернадский, 1965, с. 169).

В чем состоит принцип П. Кюри? «Характеристическая симметрия некоторого явления есть максимальная симметрия, совместимая с существованием явления. Явление может существовать в среде, обладающей своей характеристической симметрией или симметрией одной из подгрупп ее характеристической симметрии. Иными словами, некоторые элементы симметрии могут существовать с некоторыми явлениями, но это не обязательно. Необходимо, чтобы некоторые элементы симметрии отсутствовали. Это и есть та диссимметрия, которая создаёт явление... Когда некоторые причины производят некоторые действия, элементы симметрии причин должны обнаруживаться в этих произведенных действиях. Когда некоторые действия проявляют некоторую диссимметрию, то эта диссимметрия должна обнаруживаться и в причинах, их порождающих» (Кюри, 1966, с. 101-102; Curie, 1908).

Разрабатывая принцип диссимметрии в пригодной для приложений форме, П. Кюри ввел представление о предельных (с хотя бы одной осью ∞ бесконечного порядка) группах симметрии. Считается, что найденные им 7 (с учетом энантиоморфных – 10) групп характеризуют все пространства земной реальности: ∞ (вращающийся конус), ∞/m (вращающийся цилиндр),

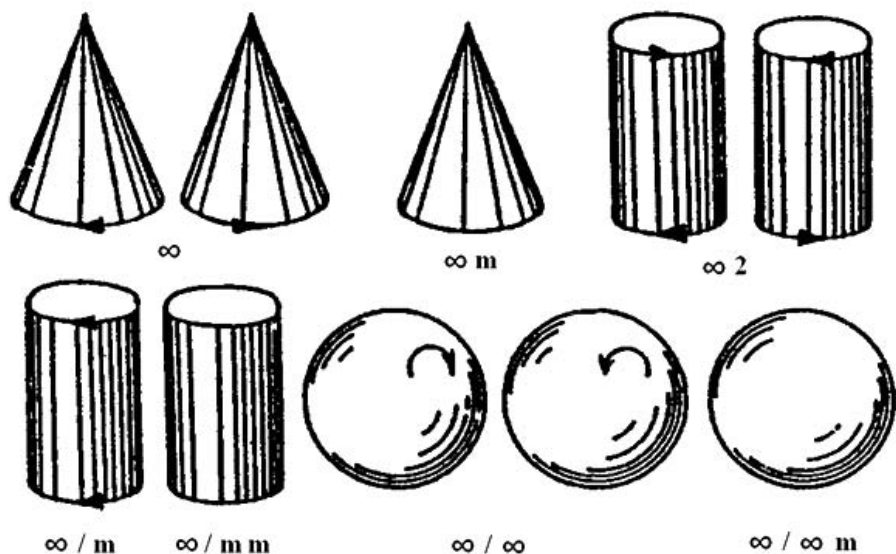


Рис. 4. Геометрическая интерпретация предельных групп симметрии П. Кюри.

∞m (покоящийся конус), $\infty 2$ (скрученный цилиндр), ∞ / m (покоящийся цилиндр), ∞ / ∞ (вращающаяся сфера) и $\infty / \infty m$ (покоящаяся сфера) (рис. 4). Представляется, что эта формулировка требует уточнения.

Известно, сколь много внимания Вернадский уделил изучению живого вещества. Но в чем состоит его специфика как пространства земной реальности? «Изучать живой организм только как пространственное тело, не учитывая в нём одновременного проявления времени, натуралист не имеет возможности, к сожалению, сознательно он это не подчеркивает. В случае всякого живого вещества <...> натуралист имеет дело в действительности всегда <...> не с пространством, а с пространством-временем. <...> Это есть единственный случай, когда натуралист в окружающей его природе реально сталкивается с пространством-временем, а не с пространством только» (Вернадский, 1965, с. 192). Но если принять, что первейшее свойство живого вещества – его мгновенная изменчивость, несамостоятельность через как угодно малое время, то какой предельной группой симметрии П. Кюри его можно описать? Таковая отсутствует.

Система групп симметрии П. Кюри полна как система предельных (с хотя бы одной осью ∞) групп. Но она не полна как система групп симметрии, описывающих пространства земной реальности. Современное философское и естественнонаучное понимание живого вещества требует введения для его описания ещё одной группы симметрии, характеризующей его предельную диссимметрию (топологическую асимметрию), по

сути противоположную предельной симметрии $\infty/\infty m$ покоящейся сферы. Она определена не асимметрией внешней формы живого организма (для ее описания было бы достаточно примитивной кристаллографической группы), не правильной или левизной живого вещества в его физико-химическом рассмотрении наравне с минеральным веществом, а его неустранимым из рассмотрения внутренним движением, которое и есть – жизнь.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ *PANDORINA MORUM* (MÜLL.) BORY

Важный нюанс принципа диссимметрии П. Кюри иллюстрирует морфологическое разнообразие ценобиев *Pandorina morum* (Müll.) Bory. Как известно, в них 16 клеток, контактируя по 3, образуют однослойную сферу. В комбинаторном приближении каждый ценобий есть простой выпуклый 16-эдр. А примерное равенство клеток по размеру и оказываемому друг на друга давлению, отсутствие их специализации (в первую очередь двигательной), свободное вращение ценобия в толще воды в жизненном цикле – создают предпосылки того, что каждая клетка стремится иметь равное окружение, а организм в целом самую высокую симметрию.

Каталог (Войтеховский, Степенщиков, 2008б) даёт три менее или более подходящих морфотипа (рис. 5). По-видимому, принцип Кюри отвергает ценобий с ярко выраженной аксиальной симметрией $-14m2$. Из двух оставшихся предпочтительнее более симметричный ценобий $-43m$. Для проверки этого был поставлен эксперимент по выращиванию и анализу морфотипов *Pandorina morum* (Müll.) Bory (Войтеховский, 2001; Войтеховский и др., 2006). Оказалось, что оба варианта действительно встречаются, причем в пропорции 3:1. (Точнее, 73:24. В нашем случае она не имеет, скорее всего, генетической подоплёки. Компьютерный эксперимент методом Монте-Карло по сборке ценобиев из сферических глобул дал примерно ту же пропорцию, что еще требует объяснения). Оба полиэдра относятся к типу

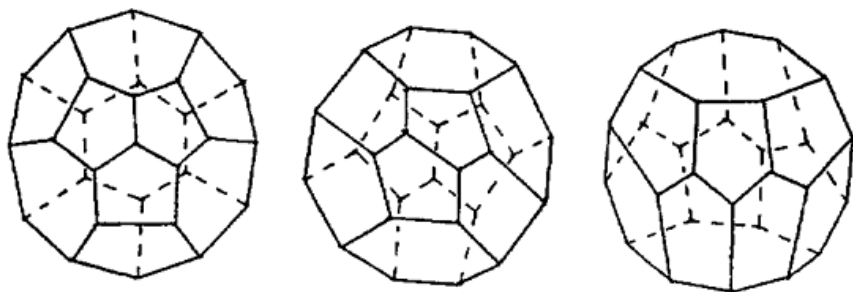


Рис. 5. Возможные морфотипы ценобиев *Pandorina morum* (Müll.) Bory (слева направо): $-43m$, 222 , $-14m2$.

фуллеренов – составлены из 5- и 6-угольных граней. В силу известной теоремы, первых должно быть ровно 12, тогда вторых по необходимости – 4.

Преобладание ценобиев $-43m$ прямо следует из принципа П. Кюри – в них реализована максимально возможная симметрия, допускаемая средой. Все 6- и 5-угольные грани имеют в них равное окружение. Но как оправдать существование ценобиев с симметрией 222 ? В первую очередь, обращает внимание наличие в них трех взаимно-перпендикулярных осей симметрии 2. С точки зрения кинематики, именно они (аналогично трем осям -4 в ценобиях $-43m$) «обеспечивают» свободное вращение организма в пространстве. Вероятно, реализация именно этого необходимого условия и допускает существование таких ценобиев. Заметим, что в них все 6-угольные грани имеют равное окружение, но среди 5-угольных есть 3 типа.

Таким образом, эксперимент с *Pandorina morum* (Müll.) **Vory** проиллюстрировал важный нюанс принципа диссимметрии П. Кюри. Он допускает и не самые симметричные формы объекта из вкладываемых в симметрию среды. Возможны реализации и других ее подгрупп симметрии при выполнении некоторых – всякий раз индивидуальных – необходимых условий, как то: наличие или отсутствие специализации частей организма и характер его движений – взятых во взаимосвязи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Укажем на ряд параллелей и различий в проявлениях симметрии в минералогических и биологических объектах. При этом заметим, что теория симметрии едина, но в обоих случаях при математическом описании мы прибегаем к меньшей или большей идеализации, делающей все аналогии и противопоставления рискованными.

Теоремы геометрии запрещают в кристаллах минералов точечные группы симметрии с осями 5-го порядка и порядков, больших шести. В организации живых организмов, по-видимому, не запрещены никакие симметрии. Кажется, этот принцип биологами никогда не обсуждался. Открытие металлических сплавов с осями симметрии 5-го порядка и расширение некоторых базовых определений сблизили миры живого и косного еще более.

В кристалле минерала симметрия внешней формы вкладывается в более высокую симметрию решетки. В организме, наоборот, асимметрия расположения внутренних органов вкладывается в симметрию внешней формы. Более строго, точечная группа симметрии (т.г.с., их 32) внешней грани кристалла определена его пространственной группой симметрии (п.г.с., их 230) в следующем смысле: т.г.с. есть фактор-группа п.г.с. по подгруппе трансляций. Внешняя симметрия организма и асимметрия расположения его внутренних органов заложены на генетическом уровне и транслируется во времени (от поколения к поколению). Возможна ли формулировка,

связывающая причину и следствия в биологии столь же строго? Или суть жизни отвергает здесь кристаллографический детерминизм?

В каждом кристаллографическом классе симметрии есть определенный набор простых форм, которые проявляются и комбинируются на кристалле в зависимости от его химического состава и условий роста, порождая множества родственных (по признаку симметрии) форм. Кажется важным понять, являются ли их биологическими аналогами выводимые из «прототипов» гомологические многообразия В.Н. Беклемишева (1944) и «полиморфические множества» С.В. Мейена (2007)?

Под влиянием среды кристаллы минералов и живые организмы могут диссимметризоваться согласно принципу П. Кюри, приобретая симметрию, характеризуемую одной из подгрупп, лежащих в пересечении максимальной точечной группы симметрии тела (минерала, организма) и предельной группы симметрии среды. По-видимому, на сегодняшнем уровне нашего понимания, в этом принципе, соединяющем морфологию и эволюцию, проявляется наибольшее сходство природных минеральных и живых тел.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Советская наука. 492 с.
- Вернадский В.И. 1965. Химическое строение биосферы Земли и её окружения. М.: Наука. 375 с.
- Войтеховский Ю.Л. 2001. О морфологическом разнообразии колоний *Pandorina morum* (Müll.) Vory (Volvocaceae) // Журн. общ. биол. Т. 62. № 5. С. 425–429.
- Войтеховский Ю.Л., Степеничиков Д.Г. 2008а. Комбинаторная кристалломорфология. Кн. IV: Выпуклые полиэдры. Т. I: 4- ... 12-эдры. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 833 с.
- Войтеховский Ю.Л., Степеничиков Д.Г. 2008б. Комбинаторная кристалломорфология. Кн. IV: Выпуклые полиэдры. Т. II: Простые 13- ... 16-эдры. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 828 с.
- Войтеховский Ю.Л., Тимофеева М.Г., Степеничиков Д.Г. 2006. Принцип Кюри и морфологическое разнообразие колоний *Pandorina morum* (Müll.) Vory (Volvocaceae) // Журн. общ. биол. Т. 67. № 3. С. 206–211.
- Заренков Н.А. 2009. Биосимметрия. М.: Либроком. 320 с.
- Кюри П. 1966. О симметрии в физических явлениях: симметрия электрического и магнитного полей. Избранные труды. М.-Л.: Наука. С. 95–113.
- Мейен С.В. 2007. Морфология растений в номотетическом аспекте. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС. С. 162–222.
- Curie P. 1908. Sur la symetrie dans les phenomenes physiques, symetrie d'un champ electrique et d'un champ magnetique. Oeuvres de P. Curie. Paris. P. 118–141.

SYMMETRY, ASYMMETRY, DISSYMMETRY AND ENANTIOMORPHISM OF POLYHEDRONS

Yu.L. Voytekhovskiy

The article deals with the recent results on listing and description by the point symmetry groups of the combinatorial diversity of convex polyhedrons. It is the backdrop for the morphogenesis of polyhedral mineral and biological individuals in their ontogeny and phylogeny in variety expressions: symmetry, asymmetry, dissymmetry and enantiomorphism.

КОМПЬЮТЕРНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ОНТОГЕНЕЗА ОРГАНИЗМОВ С РАЗНЫМИ ТИПАМИ СИММЕТРИИ

© 2013 М.А. Марков, А.В. Марков

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
markov_a@inbox.ru*

Онтогенез многоклеточных основан на самосборке упорядоченных структур в результате согласованного поведения клеток, изначально «запрограммированных» одинаковым образом. Все клетки эмбриона следуют одному и тому же набору правил поведения, закодированному в структуре генно-регуляторных сетей (ГРС), которая, в свою очередь, закодирована в геноме. Этот принцип положен в основу разработанной нами компьютерной программы Evo-Devo, позволяющей моделировать онтогенез многоклеточных. Моделирование показало отсутствие четкой корреляции между типом симметрии и сложностью ГРС, необходимых для его формирования. Переход от «низших» типов симметрии к «высшим» во многих случаях не требует радикального усложнения программы развития. Однако усложнение ГРС оказывается необходимым для стабилизации и повышения упорядоченности фенотипа. Этот вывод созвучен идеям И.И. Шмальгаузена о созидательной роли стабилизирующего отбора. Отбор на стабилизацию фенотипа должен приводить к развитию дополнительных регуляторных механизмов, основанных на отрицательных обратных связях, что неизбежно ведет к усложнению генетической программы развития. Это, в свою очередь, открывает новые пути для эволюционных преобразований.

Ключевые слова: моделирование, морфогенез, эволюция, симметрия, генно-регуляторные сети, стабилизирующий отбор, сложность.

1. ВВЕДЕНИЕ

Типы симметрии и планы строения многоклеточных определяются структурой генно-регуляторных сетей (ГРС), управляющих развитием (Колчанов и др., 2004; Davidson, 2006). Структура ГРС, в свою очередь, закодирована в геноме, причем факторы среды могут существенно влиять

на реализацию генетической информации. Многие авторы подчеркивали важность понимания принципов онтогенеза для реконструкции путей и механизмов эволюции (Воробьёва, 2010; Шмальгаузен, 1968; 1982; Шишкин, 2006; Huxley, 1943; Waddington, 1966). Эволюционная биология развития добилась значительных успехов в расшифровке генетической «программы» онтогенеза (Carroll, 2005, 2008; Hoekstra, Coyne, 2007; Mallarino, Abzhanov, 2012). Однако прогресс в понимании соотношения генотипа и фенотипа сдерживается контринтуитивностью и кажущейся парадоксальностью многих свойств онтогенеза (как и других процессов, связанных с самоорганизацией).

Одним из перспективных путей преодоления этого препятствия является компьютерное моделирование развивающихся эмбрионов и других самоорганизующихся систем (Меншуткин, Наточин, 2008; Марков, 2010; Oster, Alberch, 1982; Murray, Oster, 1984; Dawkins, 1986; Oster, Murray, 1989; Tamulonis et al., 2010). Разработанная нами программа Evo-Devo предназначена для изучения общих свойств онтогенеза многоклеточных. Она позволяет моделировать самосборку упорядоченных структур из множества делящихся клеток. Результаты, полученные при помощи двумерной версии программы (Evo-Devo 2D, плоские организмы), описаны нами ранее (Марков, Марков, 2011). В настоящей статье представлена новая, трехмерная версия (Evo-Devo 3D, объемные организмы), позволяющая оценить соотношение между структурой ГРС и типами симметрии организмов, а также проверить выводы о закономерностях эволюции онтогенеза, полученные в ходе работы с двумерной версией.

2. ГЛАВНЫЙ ПРИНЦИП ОНТОГЕНЕЗА И ПРОГРАММА EVO-DEVO

Важнейший принцип, лежащий в основе онтогенеза многоклеточных, состоит в том, что онтогенез – это самосборка упорядоченных структур, обусловленная согласованным поведением индивидуальных модулей (клеток), изначально запрограммированных одинаковым образом. Все клетки эмбриона следуют одному и тому же набору «правил поведения», закодированному в структуре ГРС (Колчанов и др., 2004; Davidson, 2006). Программа поведения клеток интерактивна: она реагирует на изменения внешней и внутренней среды. Действия одних клеток эмбриона (их деление, рост, выделяемые вещества) меняют среду для других и влияют на их поведение. В результате поведение клеток оказывается согласованным, а развивающийся организм ведет себя как нечто целое (Шмальгаузен, 1982). Онтогенез – это процесс самоорганизации, в ходе которого из согласованных действий множества клеток, следующих сравнительно простому набору правил поведения, самозарождаются сложные многоклеточные структуры и происходит прогрессивная дифференцировка изначально недифференцированного целого (эпигенез).

Мы предположили, что многие свойства онтогенеза, обнаруженные экспериментально, могут быть следствиями этого принципа. В таком случае для них не требуются специальные объяснения. Эта гипотеза получила подтверждения в ходе изучения онтогенеза модельных организмов в программе Evo-Devo. Программа основана на упомянутом базовом принципе. Она позволяет моделировать самосборку упорядоченных структур («организмов») из множества делящихся клеток (Марков, Марков, 2011). Каждая клетка модельного эмбриона следует заданному набору правил поведения («генотипу»), одинаковому для всех клеток. Запрещены правила, действующие на уровне целого эмбриона или группы клеток; разрешены лишь правила, работающие на уровне отдельной клетки.

В программе Evo-Devo развитие начинается с единственной исходной клетки (зиготы). Перед запуском программы экспериментатор должен задать «генотип», то есть единый набор правил поведения, которому будут подчиняться все клетки. Клетка может выполнять следующие действия:

1) Выделять сигнальные вещества (морфогены), которые распространяются в среде, причем концентрация морфогена убывает по мере удаления от выделяющей клетки.

2) Делиться, причем плоскость деления может быть ориентирована случайным образом или перпендикулярно градиенту одного из морфогенов.

3) Перемещаться в случайном направлении или вдоль химического градиента.

4) Отмирать (претерпевать апоптоз).

5) Становиться клеткой того или иного «типа» (аналог клеточной дифференцировки, см. ниже).

6) Совершать ряд дополнительных действий, таких как изменение размера (рост), изменение интенсивности выделения морфогенов и чувствительности к ним, «затвердевание», то есть фиксация позиции клетки в эмбрионе, после чего другие клетки уже не могут ее смещать или сжимать.

Каждое действие выполняется (или не выполняется) клеткой в зависимости от комбинации указанных в генотипе условий, таких как концентрация морфогенов, число клеток-соседей, наличие контакта с внешней средой (степень окруженности другими клетками), состояние клетки (выделяет ли она в данный момент то или иное вещество), число делений, прошедших с момента начала развития, принадлежность клетки к тому или иному типу.

Программа поведения у всех клеток одна и та же. Однако из-за того, что разные клетки в ходе развития неизбежно оказываются в разных условиях, они могут демонстрировать разное поведение. Дополнительную модульность программе поведения придает способность клеток дифференцироваться, то есть в зависимости от условий становиться клетками иного типа. Любое правило, в соответствии с имеющимися в генотипе инструкциями, может выполняться клетками одних типов и игнорироваться остальными.

Исследование фенотипической реализации разных генотипов в двумерной версии программы (Evo-Devo 2D) выявило следующие свойства, характерные для реальных онтогенезов (Марков, Марков, 2011):

- 1) Изначальная стохастичность, присущая онтогенезу «по умолчанию».
- 2) Необходимость присутствия в ГРС стабилизирующих контуров, основанных на отрицательных обратных связях (ООС), для преодоления стохастичности и получения упорядоченного фенотипа.
- 3) Определяемая наличием таких контуров эквивиальность или помехоустойчивость (способность компенсировать различные помехи, в том числе мутационные).
- 4) Способность онтогенеза при сильных нарушениях порождать новые морфологические структуры, сильно отличающиеся от «нормальных», но при этом не менее сложные и упорядоченные.
- 5) Сходные фенотипические проявления у разных мутаций.
- 6) Канализированность эволюционных преобразований онтогенеза, определяющаяся ограниченностью числа возможных изменений фенотипа при практически неограниченном числе возможных мутационных изменений генотипа (существование «креодов»).
- 7) Возможность дестабилизации онтогенеза в результате мутаций.
- 8) Возможность появления новых признаков сначала в виде редких аномалий (низкая пенетрантность многих мутаций).
- 9) Плейотропность мутаций, влияющих на ход развития.
- 10) Морфогенетические корреляции (изменения одних частей эмбриона автоматически приводят к определенным изменениям других его частей, что можно рассматривать как проявление целостности развивающегося организма).

Регулярная воспроизводимость этих свойств в модели показывает, что они, по всей видимости, являются следствиями заложенного в программу базового принципа, описанного выше, и потому не требуют специальных объяснений (Марков, Марков, 2011).

3. ТИПЫ СИММЕТРИИ И СТРУКТУРА ГРС

Трехмерная версия программы (Evo-Devo 3D) позволяет моделировать онтогенезы объемных организмов с различными типами симметрии. Мы использовали номенклатуру типов симметрии по В.Н. Беклемишеву (1964).

Анаксонная симметрия, или первичная асимметрия (симметрия типа 0). Простейшим типом многоклеточной организации является неупорядоченное скопление клеток. Для его формирования не требуется специальной «программы развития». Неупорядоченные скопления получаются самопроизвольно в результате хаотического деления бластомеров (рис. 1а).

Сферическая симметрия (тип 1). Сферическая симметрия может развиваться из симметрии типа 0 без усложнения ГРС (без добавления новых

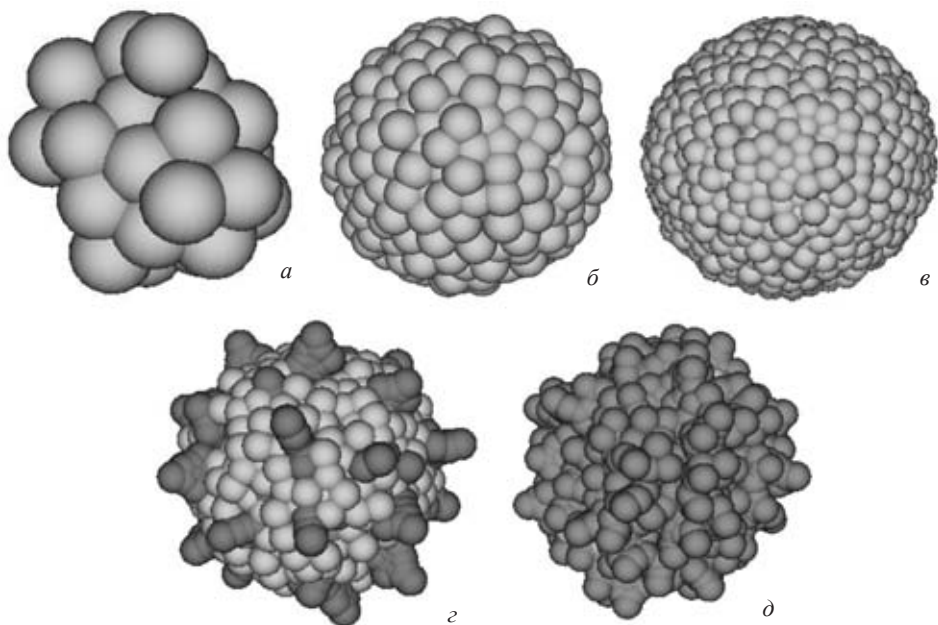


Рис. 1. Анаксонная, сферическая и неопределенно полиаксонная симметрия: *a* – морула из 32 клеток, получающаяся из зиготы после 5 клеточных делений; *б*, *в* – шарообразные скопления, получающиеся после 10 (*б*) и 12 делений (*в*); *z*, *д* – неопределенно полиаксонная симметрия, сопряженная с дифференцировкой клеток; *z* – упорядоченное расположение отростков контролируется отрицательной обратной связью (зачатки отростков выделяют вещество, ингибирующее формирование других отростков поблизости), *д* – удаление ООС приводит к разупорядочиванию фенотипа.

инструкций в генотип) путем простого увеличения числа клеточных делений. Если среда, в которой идет развитие, изотропна, множество делящихся клеток по мере роста их числа приобретает все более правильную сферическую форму (рис. 1*б*, *в*).

Неопределенно полиаксонная (многоосевая) симметрия (тип 1.1). Переход от сферической симметрии к неопределенно полиаксонной предполагает появление на сферическом теле осевых структур, что соответствует началу дифференцировки клеток. Клеточная дифференцировка всегда требует усложнения программы развития. В примере, показанном на рис. 1*z*, в генотип добавлены инструкции, заставляющие часть недифференцированных бластомеров (клетки типа 0) превратиться в клетки типа 1 (зачатки отростков). Кроме того, для равномерного распределения клеток 1 по поверхности сферы требуется добавление регуляторного контура, основанного на ООС. В данном примере клетки 1 выделяют морфоген, ингибирующий превращение соседних клеток 0 в клетки 1. Поэтому отростки возникают на некотором расстоянии друг от друга. Генотип, реализация которого показана на рис. 1*z*, представляет собой следующий набор инструкций:

Если ты клетка типа 0, то

Если пройдено менее 10 делений, то поделись, в противном случае если концентрация вещества A меньше 0.02 и есть контакт со средой, то начни выделять вещество A и стань клеткой типа 1.

Если ты клетка типа 1, то

Если пройдено менее 14 делений, то поделись по градиенту вещества A.

ООС, упорядочивающая расположение отростков, заключена в инструкции «если концентрация вещества A меньше 0.02». Ее удаление ведет к дезорганизации фенотипа: эмбрион покрывается коркой из хаотически расположенных клеток 1 (рис. 1д). Данный пример иллюстрирует общую закономерность: усложнение ГРС требуется для дифференцировки частей организма и для упорядочивания фенотипа (снижения хаотичности), то есть для перехода «от неопределенной, бессвязной однородности к определенной, связанной разнородности» по Г. Спенсеру (Spencer, 1864).

Монаксонная (осевая) симметрия (тип 2). От симметрии типа 1.1 можно перейти к осевой симметрии, просто уменьшая число радиальных структур. В рассматриваемом примере этого легко добиться, уменьшая параметр, характеризующий чувствительность механизма превращения клеток 0 в клетки 1 к морфогену, выделяемому клетками 1. Иными словами, достаточно усилить ООС, контролирующую формирование зачатков отростков. Усложнения программы развития при этом не происходит. По мере уменьшения данного параметра число радиальных структур уменьшается (рис. 2). При этом тип симметрии качественно меняется дважды. Первый раз это происходит, когда число отростков сокращается до двух. В этот момент автоматически возрастает упорядоченность расположения отростков: теперь они непременно располагаются в противоположных полушариях, а при дальнейшем усилении ООС два отростка оказываются при-

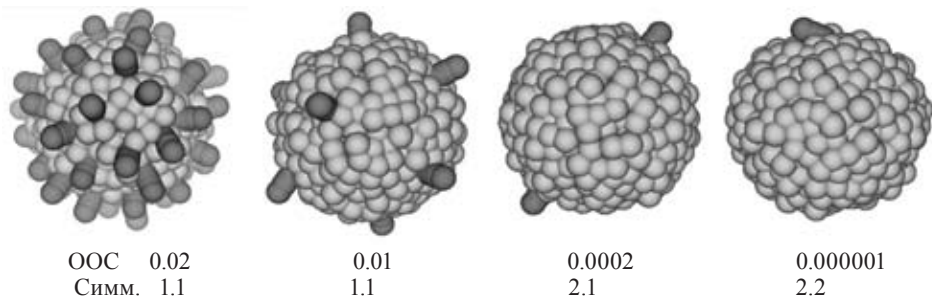


Рис. 2. Уменьшение числа радиальных структур в результате усиления отрицательной обратной связи, контролирующей их формирование, ведет к переходу от симметрии типа 1.1 к симметрии типа 2.1 и 2.2. Под каждым организмом указано пороговое значение концентрации вещества A, при котором ингибируется формирование зачатков отростков, и тип симметрии.

уроченными к противоположным полюсам. В результате симметрия типа 1.1 превращается в **монаксонную гомополярную** (тип 2.1), характеризующуюся наличием одной оси симметрии и перпендикулярной ей плоскости симметрии; полюса идентичны. При дальнейшем усилении ООС остается лишь один отросток, что соответствует другой разновидности осевой симметрии – **монаксонной гетерополярной** (тип 2.2): единственная ось симметрии, полюса различны.

Простейший способ формирования симметрии 2.2 – появление единственной поляризирующей структуры (организатора) в любой точке поверхности сферического эмбриона. Градиент концентрации морфогена, выделяемого организатором, придает полярность зародышу. Такой тип симметрии характерен для ранних эмбрионов животных, поскольку зигота изначально поляризована за счет неравномерного распределения желтка, ДНК, мРНК и других веществ. На основе такого поляризованного эмбриона нетрудно смоделировать развитие разнообразных организмов с данным типом симметрии.

При добавлении в генотип рекурсивной (возвратной) инструкции организм с симметрией 2.2 может приобрести, вдобавок к этой симметрии, также и элементы метамерии. Например, если концевая клетка единственного придатка снова превратится в клетку типа 0, то эта клетка, при соблюдении определенных условий, может автоматически дать начало второму сферическому многоклеточному модулю, соединенному с первым. Это один из нескольких путей формирования метамерии (см. ниже).

Билатеральная симметрия (тип 3). Переход от поляризованного эмбриона с симметрией 2.2 к билатеральной симметрии требует создания второго организатора (центра выделения второго поляризирующего морфогена), причем пространственная ориентация градиентов концентрации двух морфогенов не должна совпадать (рис. 3). Если первый градиент задает передне-заднюю полярность, то второй – дорзо-вентральную. У реальных билатерий в «разметке» эмбриона вдоль передне-задней оси важную роль играют *HOX*-гены, а дорзо-вентральная полярность у позвоночных определяется работой «шпемановского организатора», выделяющего дорзализующий фактор *chordin* и другие морфогены (De Robertis, 2009). Два несовпадающих градиента морфогенов автоматически задают билатеральную симметрию. К этим градиентам нетрудно «пристроить» программу клеточной дифференцировки. В примере, показанном на рис. 3, клетки подразделяются на «головные», «спинные» и «брюшные». После дифференцировки клетки каждого типа могут следовать собственному набору правил поведения. Так в программе *Evo-Devo 3D* можно получить разнообразные билатерально-симметричные формы (рис. 3).

Таким образом, для перехода от симметрии 2.2 к симметрии 3 достаточно небольшого усложнения программы развития: добавления второго орга-

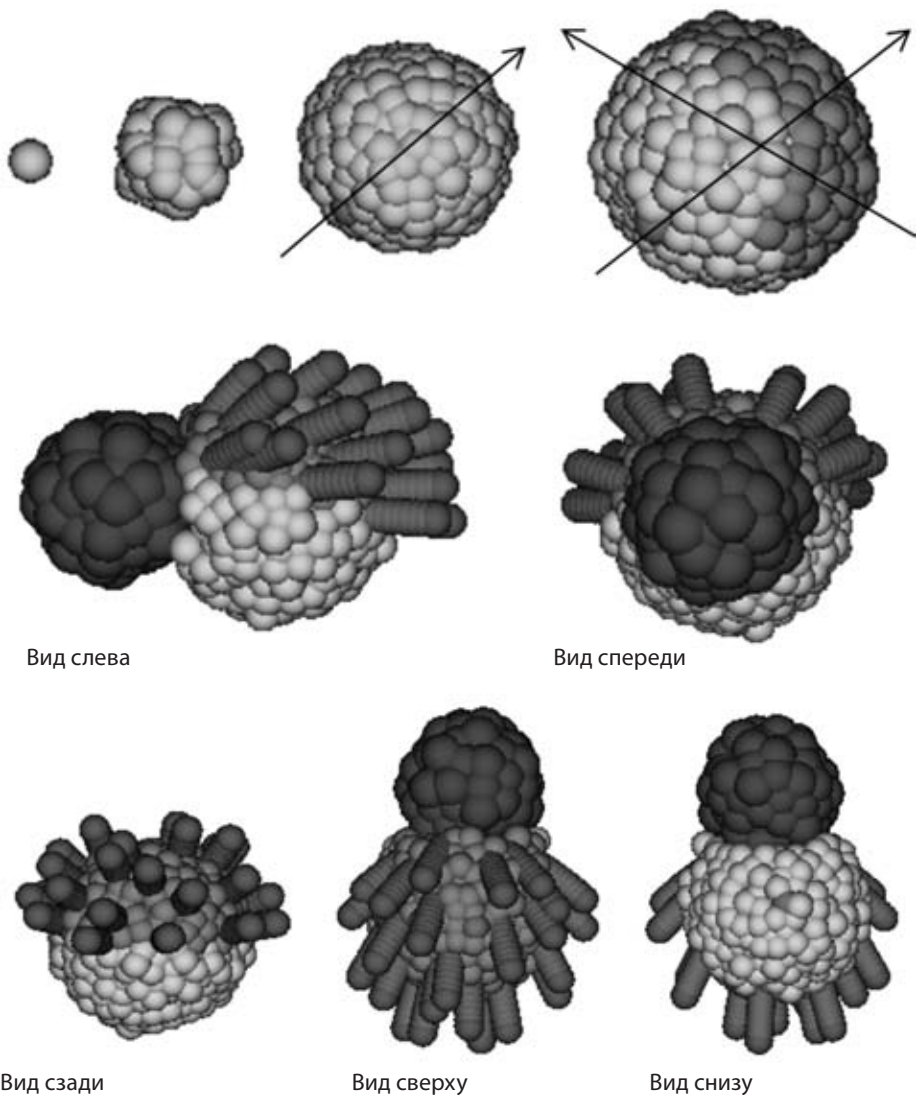


Рис. 3. Развитие билатерально-симметричного организма. Вверху: формирование двух поляризующих организаторов и клеточная дифференцировка (стрелками показаны градиенты морфогенов, задающие передне-заднюю и дорзо-вентральную полярность). Внизу: взрослый фенотип.

низатора, создающего второй поляризующий градиент. Однако усложнение программы развития необходимо для дифференцировки клеток, а также для стабилизации неустойчивых фенотипических признаков (см. ниже).

Билатерально-метамерная симметрия (тип 3.1). Программа Evo-Devo 3D позволяет моделировать разные способы развития метамерии, два из

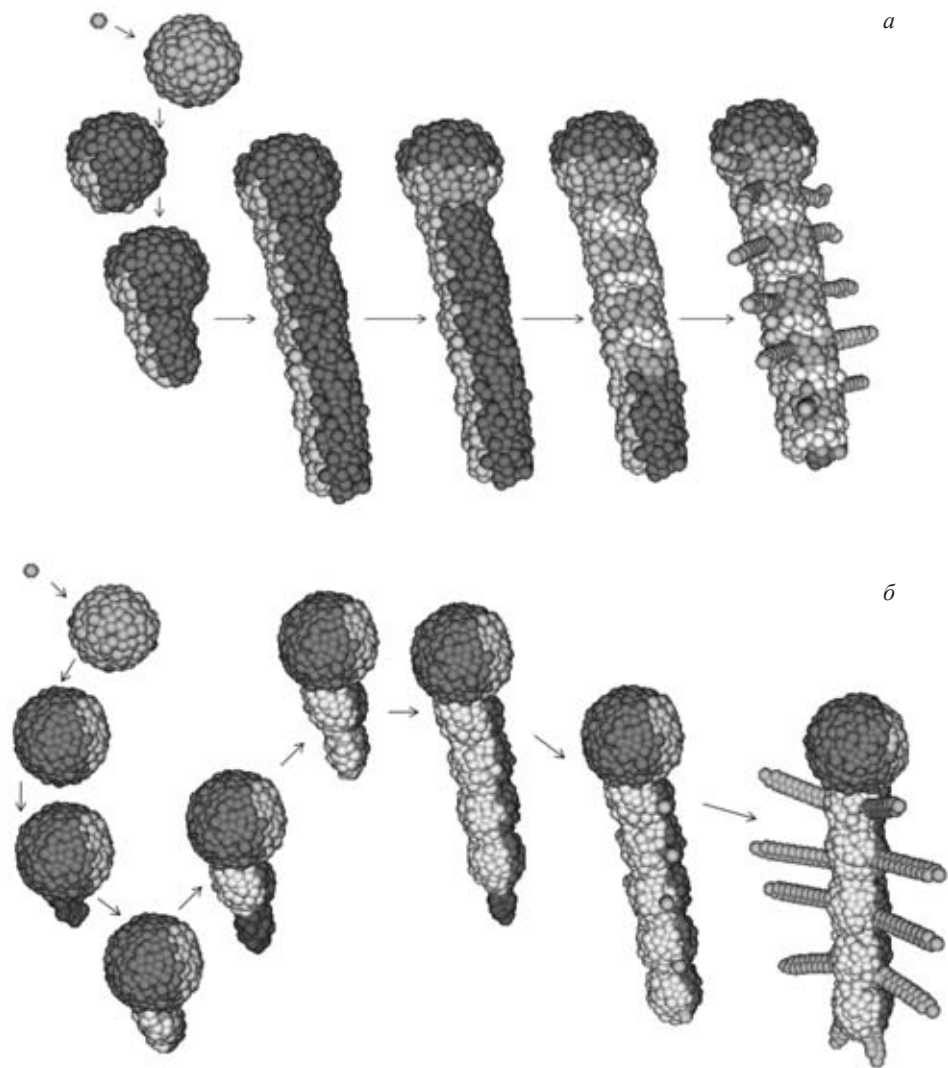


Рис. 4. Два способа развития метамерии у билатерально-симметричного организма: *а* – «часы сегментации», *б* – последовательное формирование сегментов в зоне роста. Пояснения в тексте.

которых показаны на рис. 4. Первый способ (рис. 4*а*) основан на «часах сегментации»: циклическом изменении концентрации морфогена, определяющего, в какой из нескольких возможных типов клеток превратятся недифференцированные клетки туловища, когда до них дойдет движущаяся спереди назад «волна клеточной дифференцировки» (представляющая собой пороговый уровень концентрации другого морфогена). Такой способ закладки метамерных структур характерен для позвоночных и некоторых

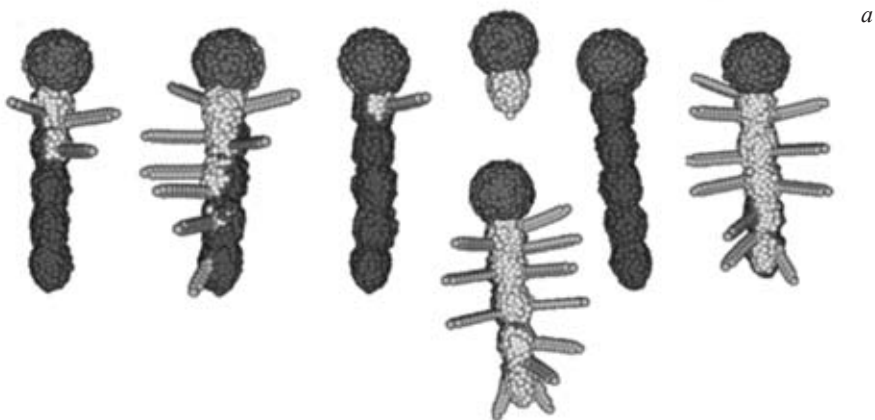
насекомых (Sarrazin et al., 2012). Второй способ, характерный для постларвальных сегментов многих членистоногих и аннелид – формирование новых сегментов по одному в зоне роста на заднем конце тела (рис. 4б). Для того, чтобы перейти от метамерии с супротивным расположением метамерных структур к симметрии «скользящего отражения» (характерной, в частности, для многих вендобионтов), достаточно усилить ООС, ингибирующую закладку зачатков метамерных структур в окрестностях уже сформировавшегося зачатка.

4. СТАБИЛИЗИРУЮЩИЕ РЕГУЛЯТОРНЫЕ КОНТУРЫ И ПОМЕХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ

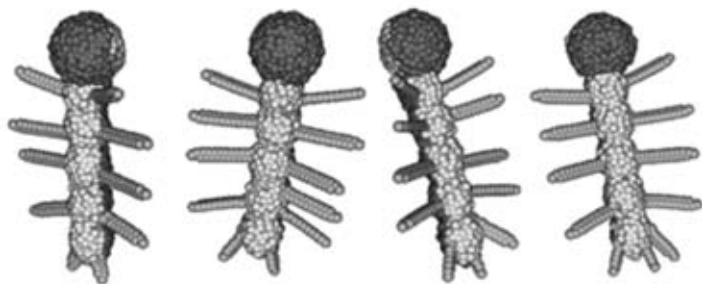
Опыт моделирования онтогенезов в программе Evo-Devo 3D подтверждает закономерности, выявленные ранее в ходе работы с версией 2D (см. раздел 2). Так, неизбежно присутствующие в поведении каждой клетки элементы случайности, складываясь, приводят к неустойчивому («неопределенному») фенотипу, если в ГРС, управляющих развитием, нет специальных стабилизирующих регуляторных контуров, основанные на ООС (Марков, Марков, 2011). Например, фенотип сегментированного организма с парными придатками (рис. 4б), относительно устойчив благодаря наличию в его геноме множества стабилизирующих инструкций, составляющих в общей сложности 30 % «программы развития». Удаление этих инструкций приводит к дестабилизации онтогенеза: «нормальный» фенотип в этом случае формируется лишь изредка, как одна из многих возможных вариаций (рис. 5).

Важнейшей особенностью стабилизирующих контуров, основанных на ООС, является их универсальность, то есть способность компенсировать разнообразные отклонения независимо от того, какими причинами они были вызваны: случайными вариациями поведения эмбриональных клеток, колебаниями условий среды или генетическими мутациями (Колчанов, Суслов, 2006). Таким образом, упорядочивание (стабилизация) фенотипа, происходящее в ходе эволюции под действием стабилизирующего отбора путем включения в генетическую «программу развития» новых регуляторных контуров, автоматически повышает устойчивость не только к помехам, порождаемым колебаниями условий среды и присущими любому онтогенезу элементами случайности, но и к помехам, порождаемым мутациями. Иными словами, стабилизирующий отбор в тенденции должен вести к снижению пенетрантности (проявляемости в фенотипе) потенциально вредных мутаций.

Проиллюстрируем это на примере рассмотренного выше сегментированного организма (рис. 6). Исходно у этого организма в зачатки конечностей могут превращаться только клетки одного из типов (клетки брюшного эпителия). Закладка конечностей сильно «зарегулирована»: она контроли-



a



б

Рис. 5. Стабилизация фенотипа путем добавления в «программу развития» дополнительных регуляторных контуров, основанных на ООС: *a* – нестабильный фенотип, генерируемый простым генотипом с малым числом стабилизирующих регуляторных контуров; *б* – стабилизированный фенотип, полученный из (*a*) путем добавления регуляторных контуров, основанных на ООС, что привело к увеличению (усложнению) «программы развития» в полтора раза.

руется концентрациями пяти морфогенов. Именно поэтому конечности располагаются упорядоченно: посегментно, вдоль верхнего края брюшного эпителия, где он смыкается со спинным (рис. 6*a*).

Внесем в этот генотип мутацию, которая позволяет зачаткам конечностей формироваться из клеток любого типа (а не только из клеток брюшного эпителия). На уровне программирования такая мутация сводится к перенесению инструкции для формирования зачатков конечностей из подпрограммы, выполняемой только клетками брюшного эпителия, в общую часть программы развития, выполняемую всеми клетками. Можно было бы предположить, что данная мутация приведет к радикальному изменению фенотипа: например, к вырастанию конечностей по всему телу. Этого,

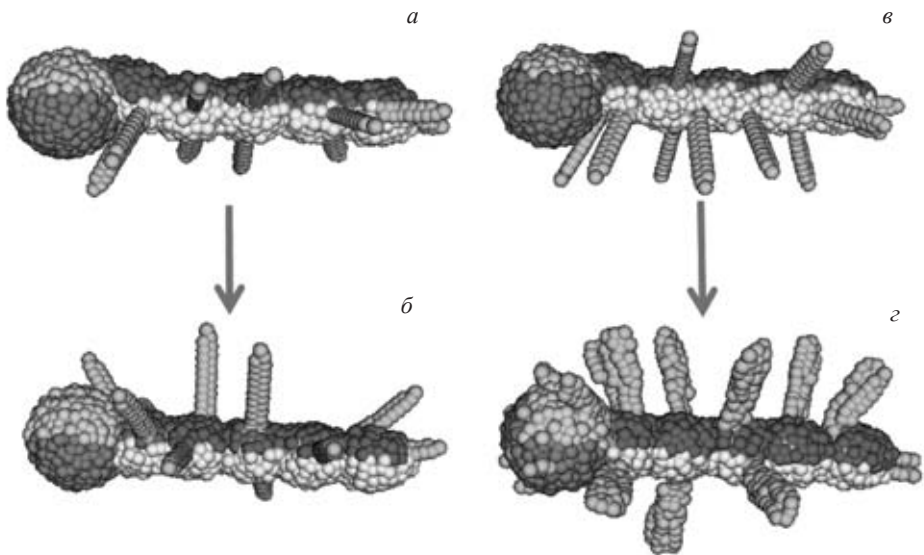


Рис. 6. Стабилизация (упорядочивание) фенотипа повышает устойчивость к мутациям: *а* – исходный упорядоченный фенотип; закладка конечностей контролируется концентрациями пяти морфогенов; только клетки брюшного эпителия могут превращаться в клетки – зачатки конечностей; парные придатки расположены посегментно на брюшной стороне, вдоль границы со спинным эпителием; *б* – мутация, в результате которой в клетки – зачатки конечностей могут превращаться клетки любого типа, приводит лишь к небольшому изменению фенотипа (конечности растут не только по бокам, но и на спине); *в* – менее упорядоченный фенотип; закладка конечностей контролируется концентрациями лишь двух морфогенов; только клетки брюшного эпителия могут превращаться в клетки – зачатки конечностей; парные придатки расположены на брюшной стороне; *г* – та же мутация приводит к значительному изменению фенотипа (конечности растут по всему телу, включая голову; изменены размеры и форма конечностей).

однако, не происходит: лишние конечности вырастают только на спинной стороне туловища (рис. 6б). Причина в том, что закладка конечностей зависит от комбинации многих условий, которые не выполняются в других частях организма (например, на голове). Поэтому фенотипическое проявление мутации оказывается относительно слабым.

Однако эффект данной мутации многократно усилится, если она произойдет у организма с упрощенной программой закладки конечностей (и, соответственно, менее стабильным их расположением). Например, если дестабилизировать закладку конечностей, удалив три регуляторных контура из пяти (и оставив зависимость лишь от двух морфогенов), получим фенотип, показанный на рис. 6в. У этого организма, как и у исходного, конечности растут только на брюшной стороне туловища, но расположены менее упорядоченно.

Если внести в генотип этого организма такую же мутацию, как в предыдущем случае (позволив зачаткам конечностей формироваться из клеток

любого типа), то фенотипическое проявление этой мутации оказывается значительно более сильным (рис. 6з). Конечности теперь действительно вырастают по всему телу, включая голову. Кроме того, меняется размер и форма конечностей (они становятся более толстыми и неровными, а их длина варьирует: на голове они короче, чем на туловище). Причина в том, что в результате упрощения программы развития условия, необходимые для закладки конечностей, выполняются теперь во многих частях организма, включая и сами развивающиеся конечности (этим объясняется их утолщение). Данный пример показывает, что рост упорядоченности и стабильности фенотипа, требующий усложнения программы развития, может автоматически повышать устойчивость к различным внешним и внутренним помехам, в том числе к потенциально вредным мутациям. Это, в свою очередь, должно способствовать накоплению скрытой генетической изменчивости, что повышает эволюционную пластичность и приспособляемость, открывая возможности для выработки новых адаптаций (Hayden et al., 2011).

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты указывают на отсутствие четкой корреляции между типом симметрии и сложностью ГРС, необходимых для его формирования. Сферическая симметрия (1) не требует специализированных ГРС и формируется самопроизвольно при делении клеток в изотропных условиях. Неопределенно-полиаксонная симметрия (1.1) формируется из (1) при появлении радиальных структур (например, отростков), расположение которых контролируется простейшей ООС (клетки структуры выделяют морфоген, ингибирующий закладку таких же структур поблизости). Моноксонная гомополярная (2.1) и гетерополярная (2.2) симметрии получаются из (1.1) без усложнения программы развития за счет изменения параметров ООС. В случае (2.2) эмбрион приобретает поляризацию, задаваемую градиентом морфогена, что соответствует ранним стадиям эмбриогенеза животных. Для перехода от (2.2) к билатеральной симметрии необходимо появление второго поляризующего градиента, не совпадающего с первым (что на генном уровне может быть достигнуто, например, путем дубликации генов, ответственных за формирование первичного градиента). Переход от билатерально-метамерного плана строения к симметрии скользящего отражения достигается изменением параметров ООС без усложнения программы развития. Таким образом, эволюционные переходы от «низших» типов симметрии к «высшим» могут происходить без радикального усложнения программы развития.

Эксперименты по моделированию онтогенеза трехмерных организмов в программе Evo-Devo 3D подтвердили выводы, сделанные ранее в ходе работы с двумерной версией программы (Марков, Марков, 2011). Повидимому, следствиями главного принципа онтогенеза многоклеточных

являются такие его свойства, как необходимость стабилизирующих ООС для подавления стохастичности и упорядочивания фенотипа; универсальный характер стабилизирующих регуляторных контуров и вытекающая из него помехоустойчивость (эквивинальность) онтогенеза. Рост помехоустойчивости онтогенеза за счет развития дополнительных стабилизирующих контуров автоматически повышает устойчивость к потенциально вредным мутациям, снижая их пенетрантность и способствуя накоплению скрытой изменчивости.

Усложнение ГРС необходимо для клеточной дифференцировки, а также для стабилизации и упорядочивания фенотипа, то есть для перехода «от неопределенной бессвязной однородности к определенной связной разнородности». Вывод о том, что стабилизация фенотипа (соответствующая переходу от неопределенного состояния к определенному) требует усложнения ГРС, созвучен идеям И.И. Шмальгаузена (1968) о созидательной роли стабилизирующего отбора. По-видимому, именно отбор на стабилизацию фенотипа должен приводить к фундаментальному усложнению генетической программы развития, способствуя формированию новых компонентов ГРС – регуляторных контуров, повышающих помехоустойчивость развития. Это открывает новые возможности для адаптивной эволюции, поскольку, с одной стороны, помехоустойчивость способствует накоплению скрытой изменчивости, что повышает эволюционную пластичность, с другой – каждый новый элемент ГРС в дальнейшем может стать основой для фенотипических новшеств благодаря дупликациям, переносам в другой генетический контекст или иным модификациям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука. 432 с.
- Воробьева Э.И.* 2010. Evo-Devo и концепция эволюции онтогенеза И.И. Шмальгаузена // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 141–148.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., Гунбин К.В.* 2004. Моделирование биологической эволюции: регуляторные генетические системы и кодирование сложности биологической организации // Вестн. ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 86–99.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В.* 2006. Кодирование и эволюция сложности биологической организации / Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: КМК. С. 60–96.
- Марков А.В.* 2010. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: CORPUS. 527 с.
- Марков М.А., Марков А.В.* 2011. Самоорганизация в онтогенезе многоклеточных: опыт имитационного моделирования // Журн. общ. биол. Т. 72. № 5. С. 323–339.

- Менишуткин В.В., Наточин Ю.В. 2008. Имитационное моделирование процесса образования многоклеточных животных // Палеонтол. журн. Т. 42. № 2. С. 3–12.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 383 с.
- Carroll S.B. 2005. Endless forms most beautiful: The new science of evo-devo and the making of the animal kingdom. N.-Y.: Norton. 350 p.
- Carroll S.B. 2008. Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution // Cell. V. 134. № 1. P. 25–36.
- Davidson E.H. 2006. The regulatory genome: Gene regulatory networks in development and evolution. Oxford: Acad. press. 289 p.
- De Robertis E.M. 2009. Spemann's organizer and the self-regulation of embryonic fields // Mechanisms of development. V. 126. P. 925–941.
- Dawkins R. 1986. The Blind Watchmaker. N.-Y.: Norton. 332 p.
- Hayden E.J., Ferrada E., Wagner A. 2011. Cryptic genetic variation promotes rapid evolutionary adaptation in an RNA enzyme // Nature. V. 474. P. 92–95.
- Hoekstra H.E., Coyne J.A. 2007. The locus of evolution: evo devo and the genetics of adaptation // Evolution. V. 61. № 5. P. 995–1016.
- Huxley J. 1943. Evolution. The modern synthesis. N.-Y., L.: Harper & Brothers Publ. 645 p.
- Mallarino R., Abzhanov A. 2012. Paths less traveled: Evo-devo approaches to investigating animal morphological evolution // Ann. rev. cell develop. biol. V. 28. P. 743–763.
- Murray J.D., Oster G.F. 1984. Cell traction models for generating pattern and form in morphogenesis // J. math. biology. V. 19. P. 265–279.
- Oster G., Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs // Evolution. V. 36. № 3. P. 444–459.
- Oster G.F., Murray J.D. 1989. Pattern formation models and developmental constraints // J. experimental zool. V. 251. Iss 2. P. 186–202.
- Sarrazin A.F., Peel A.D., Averof M. 2012. A segmentation clock with two-segment periodicity in insects // Science. V. 336. P. 338–341.
- Spencer H. 1864. First principles. N.-Y.: Appleton and Co. 602 p.
- Tamulonis C., Postma M., Marlow H.Q. et al. 2011. A cell-based model of *Nematostella vectensis* gastrulation including bottle cell formation, invagination and zippering // Developmental biol. V. 351. Iss 1. P. 217–228.
- Waddington C.H. 1966. Principles of development and differentiation. N.-Y.: Macmillan. 115 p.

COMPUTER MODELING OF ONTOGENY OF ORGANISMS WITH DIFFERENT KINDS OF SYMMETRY

© 2013 M.A. Markov, A.V. Markov

The ontogeny of multicellular organisms is based on self-assembly of ordered structures due to coherent behaviour of cells, each of which is basically “programmed” in the same way. All embryonic cells follow the same set of rules encoded in the structure of gene regulatory networks (GRNs), which in its turn is encoded in the genome. This principle was laid in the foundation of the computer program ‘Evo-Devo’ designed by us for modeling the ontogeny of multicellular organisms. Modeling revealed the absence of unambiguous correlation between the type of symmetry of the organism and the complexity of GRNs that are needed to produce such symmetry. Evolutionary transition from simpler kinds of symmetry to more complex ones does not necessarily require more complex developmental programs.

However, the complexity of GRNs should increase in order to make the phenotype more robust, stable and ordered. This conclusion is cocordant with I.I. Schmalhausen’s ideas concerning the formative role of stabilizing selection. Selection for more robust phenotype results in the development of additional regulatory mechanisms based on negative feedback, a process that necessarily implies the increase in complexity of the genetic developmental program. New elements of GRNs, in their turn, open new paths for evolutionary change.

Keywords: modeling, morphogenesis, evolution, symmetry, gene regulatory networks, stabilizing selection, complexity.

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ДЕФЕКТЫ СТРОЕНИЯ РЕГУЛЯРНЫХ КЛЕТОЧНЫХ МОЗАИК И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Г.А. Савостьянов

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

Рассматриваются эпителии как регулярные клеточные сети (решетки), имеющие гистионное строение и характеризующиеся трансляционной симметрией и стехиометрией состава. Для таких решеток характерны различные дефекты. Предлагаются топологические и геометрические модели таких дефектов и доказываются их реалистичность путем сравнения моделей с реальными тканями. Высказывается предположение, что дефекты клеточных решеток могут придавать тканям дополнительные свойства.

Пространственная организация тканей и, в частности, эпителиев до сих пор изучена слабо. Прежде всего, вопрос о том, регулярно или случайно упакованы клетки в пространстве пласта, в явном виде не решен. Главная причина этого – низкая разрешающая способность и трудоемкость эмпирической реконструкции по серийным срезам, неустранимая даже с применением компьютерных технологий. Другая причина – слабость существующей математической теории строения тканей, которая основана на излишне жесткой аксиоматике и пока дает весьма ограниченный набор топологических и геометрических моделей тканевой структуры (Смолянинов, 1980; Маресин, 1990; Dormer, 1990 и др.). Как итог – трехмерное строение тканей остается неизвестным, равно как и суть их перестроек в нормальном развитии и при патологии. Невозможно также планировать создание новых тканевых конструкций в рамках тканевой инженерии, управлять их развитием и измерять его.

Для преодоления существующих затруднений мы предприняли попытку разработать новый подход к изучению становления и развития пространственной организации тканей (Савостьянов, 2005, 2012). В настоящей статье продолжается его дальнейшая разработка и приводятся некоторые новые результаты.

1. СУТЬ НОВЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СТРОЕНИИ КЛЕТОЧНЫХ ПЛАСТОВ

Новый подход базируется на усовершенствованной теории строения биологических тканей (Савостьянов, 2005, 2010, 2011, 2012а, б). Эта теория основана на более адекватной аксиоматике, вытекающей из двух главных идей. 1) Элементарными структурно-функциональными единицами ткани являются не клетки как таковые, а группы разнородных клеток, названные нами гистионами. Их можно рассматривать как своеобразные “молекулы” многоклеточности. 2) Ткани – это регулярные клеточные сети (решетки) различной размерности, гистионное строение которых проявляется в трансляционной симметрии и стехиометрии состава решеток. Такие решетки представляют собой модели пространственной организации тканей. Из моделей вытекает и комплекс новых информативных признаков для количественной характеристики состава и структуры клеточных решеток.

Для визуализации структуры решеток вначале строились физические модели, затем были разработаны специальные компьютерные программы Гистоарх и Гисторед (Савостьянов и др., 2007, 2011). Эти программы позволяют представлять модели как в виде графов, отражающих лишь топологию ткани, так и в виде мозаик из полигонов и полиэдров, упрощенно отражающих и геометрию клеток. Такие модели описывают множество вариантов строения тканей и прогнозируют возможности их изменений. Кроме того, программы позволяют также получать различные сечения моделей. На основе таких сечений предложен новый эффективный подход к изучению трехмерной организации реальных эпителиев. Его суть сводится к сравнению теоретических сечений моделей со срезами реальных тканей и выбору той из моделей, которая в наибольшей степени соответствует реальности. Проведенная проверка подхода показала его высокую эффективность. Наконец, было показано, что морфогенез тканей – это трансформация одних топологических вариантов решеток в другие, носящая характер фазовых переходов (Савостьянов, 2005; Магницкая и др., 2009).

При описании клеточных решеток реальных тканей было отмечено также, что они не идеальны и им свойственны различные дефекты структуры. Однако типы дефектов не были проанализированы с достаточной полнотой. Ниже рассматриваются простейшие примеры основных типов дефектов и дается предположение об их возможном значении.

2. СУТЬ ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ТКАНЕВЫХ ДЕФЕКТОВ

Ранее было показано, что основой синтеза бездефектных тканевых моделей является трансформация различных исходных мозаик путем внедрения в них новых клеток или вычитания предсуществующих (Савостьянов, 2005). Такой же подход является основой и для построения моделей тка-

невых дефектов. Однако если при синтезе моделей тканевой структуры внедрение клеток происходит **во все** эквивалентные вершины или щели какой-либо исходной мозаики и приводит к ее тотальной трансформации с возникновением новой подрешетки, то при моделировании дефектов новые клетки внедряются лишь в **небольшую часть** вершин или щелей без образования подрешетки. В этом случае происходит не тотальная, а локальная трансформация, т. е. «зашумление» исходной мозаики различными дефектами клеточной упаковки.

С помощью такого подхода можно строить модели различных дефектов тканевой структуры. По аналогии с кристаллографией, такие модели естественно делить по размерности. Тогда можно говорить о точечных (нульмерных), протяженных (одномерных или линейных), плоскостных (двухмерных) и объемных (трехмерных) дефектах. Для их описания удобно использовать терминологию, принятую в кристаллографии (Келли, Гровс, 1974). Проверку полученных моделей можно проводить путем их сравнения с дефектами строения реальных клеточных мозаик различных эпителиев.

3. МОДЕЛИ ДЕФЕКТОВ ТКАНЕВОЙ СТРУКТУРЫ

3.1. Модели точечных дефектов клеточных мозаик

Такие дефекты заключаются в локальном нарушении узора хроматической мозаики (состоящей из разнотипных клеток) за счет изменения клеточного взаиморасположения. Покажем это на примере самой распространенной (однослойной гексагональной) мозаики состава AB_2 (рис. 1). Простейший дефект в ней вызывается тем, что вместо клетки А в положенном месте оказывается клетка В. В итоге в пласте возникает хроматическая **вакансия** (рис. 1а, вакансия помечена крестиком). Другой дефект называется **внедрением** и вызывается помещением лишней клетки А не на свое место (рис. 1б). Наконец, дефекты типа вакансий и внедрений могут возникать и вместе, когда разнотипные клетки меняются местами (рис. 1в). Все эти дефекты не затрагивают смежность клеток (она остается равной шести). Однако важно подчеркнуть, что микроокружение клеток, формирующих дефект, всегда отличается от микроокружения остальных клеток.

Следующая группа дефектов объединяет более сложные их формы, которые проявляются в изменении смежности отдельных клеток. Простейший вариант такого дефекта возникает в результате внедрения лишней клетки в исходную мозаику, которое может осуществляться двояко: в точку пересечения клеточных сторон (рис. 1г, сверху) или в межклеточную щель (рис. 1г, внизу). В первом случае вокруг новой треугольной клетки три старых примут гептагональный профиль. При возрастании площади внедренного треугольника возможно превращение гептагональных клеток

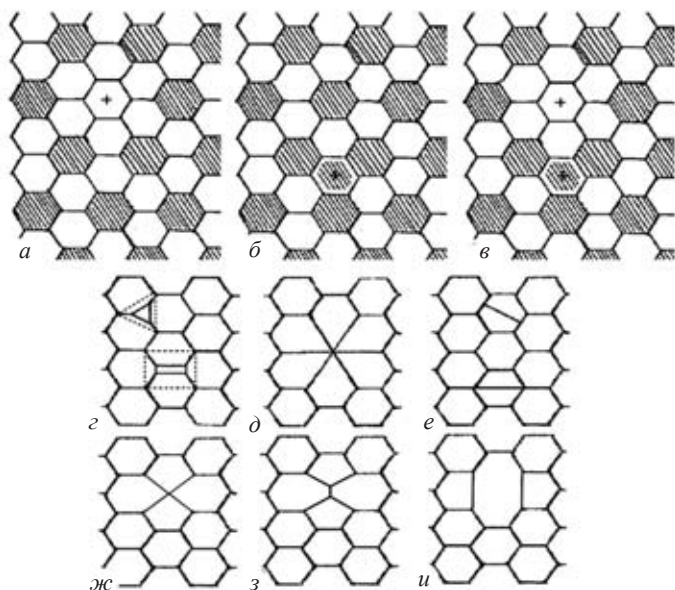


Рис. 1. Модели точечных дефектов гексагональной клеточной мозаики. Группа дефектов (помеченных крестиками) в хроматической мозаике состава AB_2 , вызванных: *a* – отсутствием клетки А на своем месте; *б* – внедрением лишней клетки А не на свое место; *в* – обменом местами между клетками А и В. Группа дефектов, проявляющихся в изменении клеточной смежности монохромной мозаики: *г* – внедрение новых клеток в вершину и щель исходной мозаики; *д* – исчезновение клеток; *е* – деление клеток в различных направлениях; *ж* – сближение клеток и *з* – установление между ними нового контакта; *и* – слияние клеток.

в пентагональные (показано пунктиром), а число пересекающихся клеточных сторон по краям внедренной клетки станет равным четырем. Во втором случае, т. е. при внедрении дополнительной тетрагональной клетки в щель, две клетки исходной мозаики, смежных с внедренной, станут гептагональными. В конечном счете, при увеличении внедренной клетки они также могут превратиться в пентагоны (показано пунктиром), тогда как две другие станут тетрагонами в форме трапеций. Число пересекающихся клеточных сторон в этом случае тоже станет равным четырем.

Следующий вариант дефекта возникает в результате вычитания клетки из мозаики, скажем, в результате клеточной гибели (рис. 1*д*). Такие дефекты (названные вакансиями) заключаются в возникновении шести пентагональных профилей с пересечением в центре шести клеточных сторон.

Наиболее изученным является точечный дефект мозаики, связанный с делением клеток. Обычно считается возможным лишь один вариант деления, при котором его плоскость проходит через середины противоположных клеточных сторон и приводит к возникновению двух пар пента- и гептагональных клеток (рис. 1*е*, вверх). Геометрические аспекты форми-

рования такого дефекта (обмен сторонами и вершинами, постоянство числа сторон) подробно рассмотрены в работах Смолянинова (1980), Dormer (1980) и Маресина (1990). Вместе с тем существует возможность и другого направления плоскости деления, при котором происходит возникновение двух трапецевидных клеток. В этом случае в двух точках пересечения будут сходиться по четыре клеточных стороны (рис. 1е, внизу).

Еще один вариант дефекта заключается в возникновении кластера из двух пар пента- и гексагональных клеток, в центре которого пересекается четыре клеточных стороны (рис. 1ж). Последующее его развитие может приводить к образованию новых межклеточных контактов с превращением пары гексагональных клеток в гептагональные (рис. 1з).

Наконец, возможны дефекты, возникающие в результате слияния клеток. Так, слияние двух вертикально расположенных гексагонов приводит к возникновению одной октагональной и двух пентагональных клеток (рис. 1и). Количество слившихся клеток может быть и большим. В заключение отметим, что подобные дефекты могут возникать в мозаиках и иного состава.

3.2. Модели линейных дефектов клеточных мозаик

Такие дефекты представляют собой протяженную границу между участками (блоками) мозаик, различающихся клеточной смежностью, составом или ориентацией. Такая граница имеет вид прямой или ломаной линии и может быть четкой или размытой. Простейшим примером может служить граница между двумя участками гексагональных мозаик состава AB_2 , различающихся только взаиморасположением и микроокружением их клеток (ориентационным порядком, рис. 2а). В другом случае мозаики могут различаться еще и численными соотношениями (рис. 2б). В последнем случае рядки клеток одного участка мозаики начинают идти под углом к рядкам другого участка. При небольшом отклонении рядков будут возникать малоугловые границы – МУГи. Вместе с тем в гексагональных мозаиках возможно и такое изменение этого угла, при котором направление клеточных рядков меняется на 90 градусов (рис. 2в). В этом случае различно ориентированные участки мозаик разделяются четкой ломаной границей, состоящей из пентагонов и гептагонов. Ее можно сопоставить с дисклинацией в кристаллографии.

Следующий вид линейных дефектов возникает на границе мозаик с разной топологией. Например, мозаики из тетра- и гексагональных клеток могут разделяться несколькими вариантами границ. На рис. 2г показан вариант, когда эти мозаики разделены четкой границей из пентагонов. Как мы увидим далее, граница между участками с различной топологией может быть и размытой.

Наконец, еще один вид протяженного дефекта может возникать при исчезновении (обрыве) клеточного рядка. В результате два клеточных рядка,

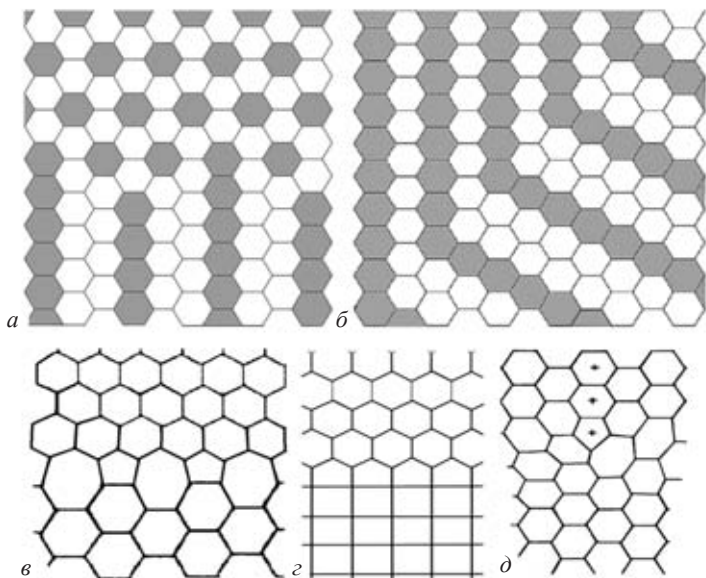


Рис. 2. Модели линейных дефектов гексагональной клеточной мозаики. Группа хроматических протяженных дефектов, представленных в виде границы между: *a* – участками мозаики состава AB_2 с различной структурой; *б* – между мозаиками состава AB_2 и AB_3 . Группа протяженных дефектов, представленных в виде границы: *в* – между двумя участками гексагональной мозаики, имеющими различную ориентацию; *г* – между гекса- и тетрагональной мозаиками; *д* – соприкосновения двух ранее изолированных клеточных рядков гексагональной мозаики, возникшего в результате обрыва одного из ее рядков (клетки которого помечены крестиками).

соседствовавшие с исчезнувшим и ранее разделенные им, сближаются и дальше идут рядом, что и порождает несвойственную исходной мозаике границу и составляет нарушение правильности пласта (рис. 2*д*). В итоге в зоне окончания рядка возникнет клетка с профилем пентагона, а рядом обязательно расположится гептагон (две эти клетки образуют непрямую пару и для протяженных дефектов), при этом число пересекающихся клеточных сторон в зоне дефекта может остаться равным трем (рис. 2*д*), или принять другие значения. По аналогии с кристаллографией, такие дефекты можно назвать дислокациями.

3.3. Плоскостные и объемные дефекты

Такие дефекты свойственны только трехмерным тканевым моделям (решеткам). К плоскостным дефектам относятся поверхности разделов между участками решеток с различной топологией. К этим же дефектам относятся плоскости сдвигов одной части решетки относительно другой, плоскостные дефекты упаковок и наконец сама поверхность трехмерной ткани.

Объемные дефекты могут представлять собой зачатки решеток с другой топологией. Объемные дефекты могут проявляться и в разрывах межклеточных связей, приводящих к возникновению единичных внутриэпителиальных полостей.

3.4. Комбинации дефектов

Напомним, что все разобранные типы точечных и протяженных дефектов существуют на фоне более или менее крупных участков правильного строения исходной мозаики. При этом различные дефекты могут комбинироваться между собой, порождая в пласте множество различных структур, схематически показанных на рис. 3.

В частности, линейные дефекты типа обрывов клеточных рядков (дислокаций) могут приводить к структурам, включающим внедрение и вычитание рядков (рис. 3а, б). Совокупность линейных однонаправленных обрывов рядков (дислокаций) ведет к смене их направлений. В зависимости от количества обрывов смена направлений может касаться одного рядка (рис. 3в) или многих, при этом углы отклонений могут быть различными – от вышеупомянутых МУГов (рис. 3г, д) до угла в 90 градусов с возникновением протяженного дефекта типа дисклинации (рис. 3е).

Итак, мы разобрали модели некоторых дефектов, могущих встречаться в реальных гексагональных мозаиках. Эти дефекты составляют лишь небольшую часть возможных нарушений правильной структуры таких мозаик. Кроме того, отметим, что подобные дефекты и их комбинации свойственны не только гексагональным, но и другим видам клеточных мозаик, описанных нами ранее (Савостьянов, 2005, 2012). Важно подчеркнуть, что во всех случаях клетки в зоне дефектов отличаются по смежности и микроокружению от всех остальных клеток мозаик.

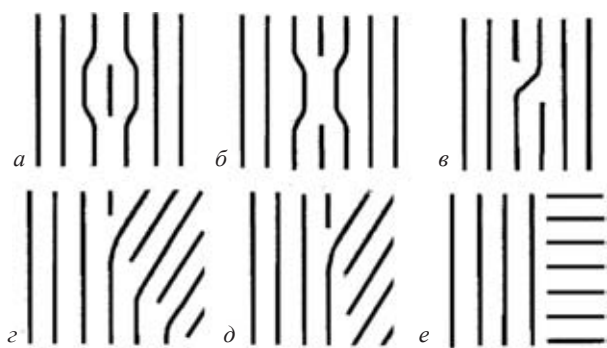


Рис. 3. Схематическое представление паттернов мозаик, порождаемых комбинаций дефектов. Примеры паттернов, вызываемых: а – внедрением лишнего рядка клеток; б – вычитанием рядка клеток; в – искривлением рядка, вызванного двумя обрывами; г, д – малоугловые границы (МУГи), вызванные серией дополнительных рядков; е – граница, вызванная изменением направлений рядков под прямым углом (ср. с рис. 2в).

Перейдем теперь к рассмотрению вопроса о том, насколько модели дефектов соответствуют действительности.

4. ИЛЛЮСТРАЦИИ ДЕФЕКТОВ В РЕАЛЬНЫХ ТКАНЯХ

Исследование структуры клеточных мозаик реальных покровных и сенсорных эпителиев, а также анализ данных литературы позволили заключить, что все описанные типы дефектов и их комбинаций свойственны и реальным тканям.

4.1. Точечные дефекты

1) Хроматические дефекты типа вакансий и внедрений (примесей) являются типичными и встречаются довольно часто как в мозаиках эпидермиса зародыша лягушки, так и слухового эпителия улитки птиц. Так, при общем просмотре обширных участков мозаик в них постоянно отмечались многочисленные точечные дислокации (рис. 4а). Можно полагать, что такие дефекты свойственны большинству хроматических клеточных мозаик реальных тканей.

2) Более сложные точечные дефекты с изменением топологии также встречались постоянно в покровных и сенсорных эпителиях. В соответствии с моделями, они вызываются разными причинами. Например, внедрением (эмбриолог сказал бы перкаляцией, патолог – инфильтрацией) клеток в вершины звезд и межклеточные щели (см. рис. 4б, в). К возникновению точечных дефектов приводит наличие примеси ионоцитов в клеточной мозаике эпидермиса зародыша лягушки (Dubaïssi, Papalopulu, 2011), или начальная стадия лимфоидной инфильтрации тканей.

3) Гибель клеток также вызывает возникновение дефектов типа вакансий, которые имеют вид розеток из шести пентагонов с пересечением в центре шести клеточных сторон (рис. 4г). Весьма наглядно дефекты с вычитанием клеток выглядят в тканях с высокой регулярностью строения. Например, в Кортиевом органе такие дефекты были показаны в работе Журавского и соавторами (2004).

4) Встречаются также дефекты, вызываемые клеточным слиянием с возникновением многоядерных клеток. Такие клетки можно рассматривать как своеобразные микросимпласты. Наиболее демонстративно подобные дефекты проявляются в мозаиках с высокой регулярностью строения, например, в фасеточном глазу дрозофилы при мутациях генов, контролирующих развитие глаза.

5) Очередные дефекты в виде клеточных кластеров из пентагонов с пересечением в центре четырех клеточных сторон регулярно встречались нам как в эпидермисе зародыша лягушки, так и в слуховом эпителии улитки птиц (рис. 4д, е). Также регулярно встречаются дефекты, возникающие на основе этих кластеров путем образования новых контактов между гек-

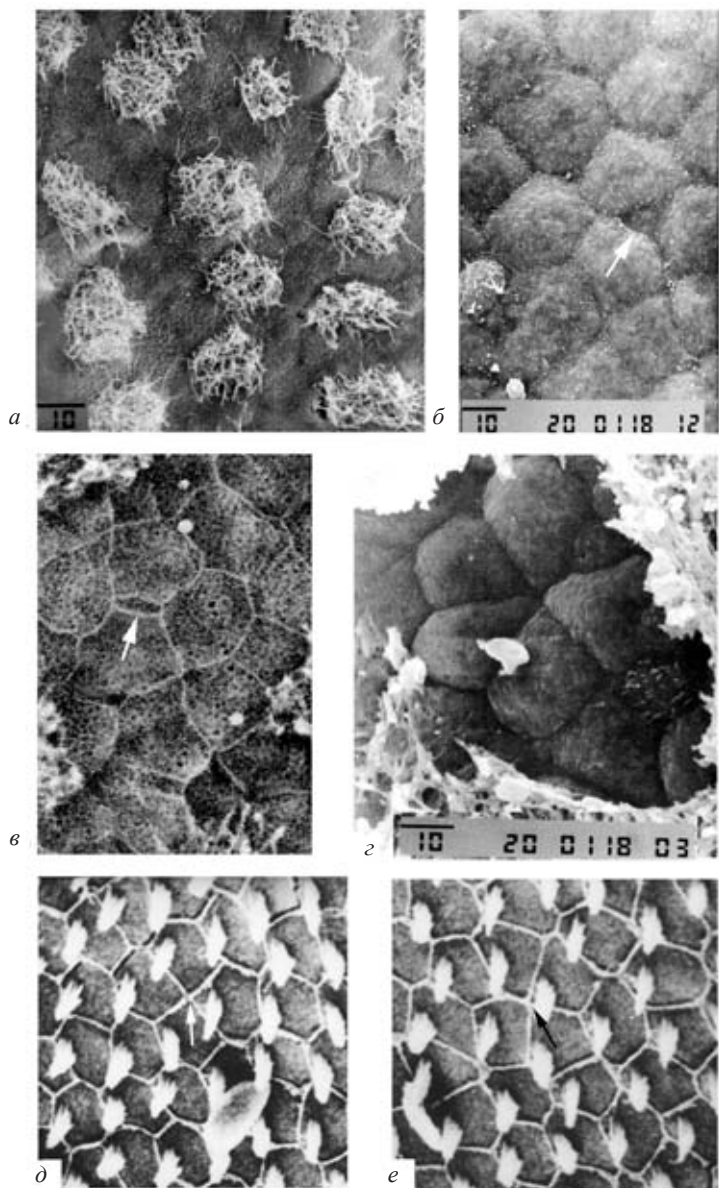


Рис. 4. Примеры точечных дефектов в эпидермисе зародыша лягушки (а-с) и слухового эпителия птиц (д-е). Дефекты, возникающие в результате нарушения: а – регулярности во взаиморасположении реснитчатых и гладких клеток: три идущих снизу регулярных ряда обрываются в результате смещения реснитчатых клеток со своих мест; б – внедрения новых клеток в вершины и щели (в) исходных мозаик (указаны стрелками), а также в результате вычитания клетки из исходной мозаики; с – вакансии, возникшая в результате вычитания клетки из пласта; д – клеточные кластеры из клеток различной смежности с пересечением в центре четырех клеточных сторон (указаны стрелками); е – кластер из двух пента- и двух гексагонов. Скан. эл. микр. Цена риски 10 мкм.

сагональными клетками с превращением их в гептагоны. Такие превращения неоднократно описаны в литературе (Classen et al., 2005; Lecuit, 2005; Lye, Sanson, 2011; Lecuit, Lenne, Munro, 2011) и соответствуют моделям, приведенным на рис. 1ж, з.

б) Наконец, дефекты, вызываемые делением клеток, также весьма типичны для реальных мозаик. Примеры таких делений и их описание описаны нами ранее (Савостьянов, 2005), формирование возникающих при этом дефектов описано в работах В.В. Смолянинова (1980) и В.М. Маресина (1990).

4.2. Протяженные дефекты

Прежде всего, такие дефекты отмечаются как границы между участками клеточной мозаики с различным хроматическим рисунком или различной топологией. Напомним, что такие границы могут быть как четкими, так и размытыми. Простейшим примером может служить граница между монохромной и полихромной мозаиками, например, в улитке птиц между участками слухового и «опорного» эпителия (рис. 5а). Другим примером является граница между хроматическими мозаиками различного состава (рис. 5б). Наконец, еще одним примером может служить граница между ячеистой и полосатой мозаиками в бронхиальном эпителии (рис. 5в) или граница между мозаикой из тетрагональных и гексагональных омматидиев в глазу домашней мухи (рис. 5г).

Довольно частой причиной возникновения протяженного дефекта является смещение одной части клеточной мозаики относительно другой под влиянием механических напряжений. Другая распространенная причина – исчезновение (обрыв) клеточного ряда, который в этом случае обычно заканчивается пентагональной клеткой. Это приводит к тому, что два других клеточных ряда, соседствовавшие с исчезнувшим и ранее разделенные им, сближаются и дальше идут рядом, что и порождает несвойственную исходной мозаике границу (рис. 6а, б).

Еще одна причина возникновения протяженных дефектов заключается в том, что вследствие мультицентрической закладки и роста сформированная мозаика нередко напоминает скорее не моно-, а поликристаллическое образование. Границы между блоками в такой поликристаллической мозаике и представляют собой протяженные дефекты. Такие границы могут иметь вид четкой границы или быть и размытыми, как можно видеть на рис. 5г.

4.3. Плоскостные и объемные дефекты

Примерами плоскостных дефектов могут быть раневые поверхности. Объемными дефектами являются небольшие участки ткани с иной топологией, скажем, при формировании микрометастазов, начале метаплазии или возникновении *Ca in situ*. К объемным дефектам относится и возникновение полостей, как в криброзных эпителиях, так и при различных кожных высыпаниях (пустулы, волдыри). Подробное рассмотрение таких дефектов – дело будущего.

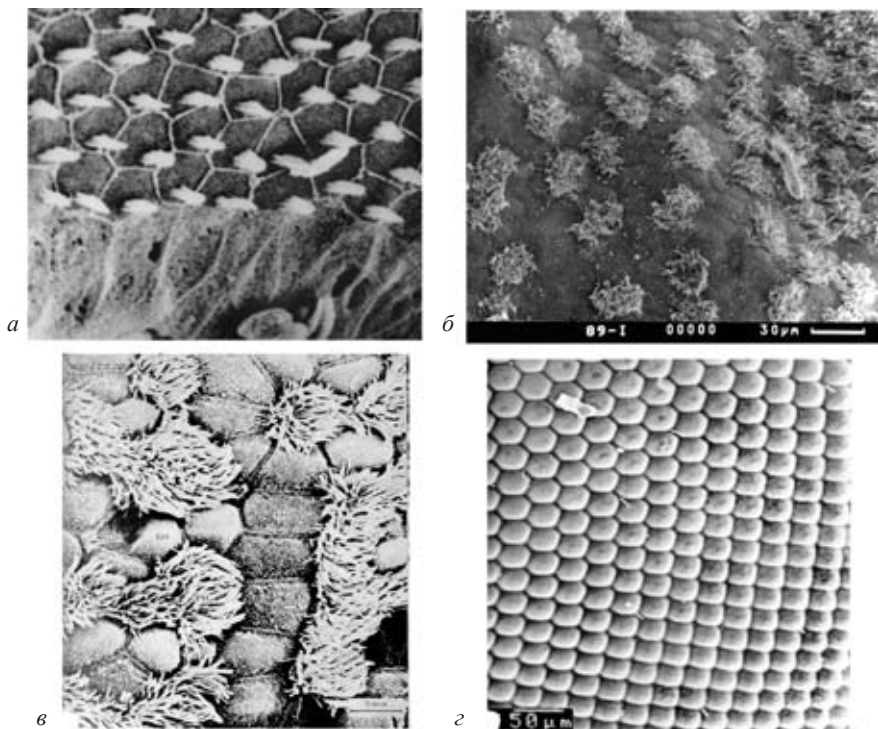


Рис. 5. Примеры протяженных границ: *а* – протяженная граница между моно- и полихромной мозаиками в слуховой улитке птиц; *б* – граница между мозаиками различного состава в эпидермисе зародыша лягушки; *в* – граница ячеистой и полосатой мозаик состава AB_2 в бронхиальном эпителии (по Романовой 1987, ср. с рис. 2а); *г* – граница между гекса- и тетрагональными омматидиями в глазу домашней мухи (Савостьянов 2005).

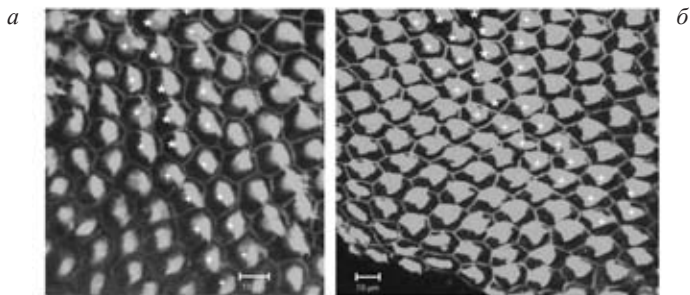


Рис. 6. Протяженные границы, возникающие в результате обрывов одних клеточных рядков (помечены белыми звездочками) и сближения других рядков (помечены крестиками): *а* – оборванный рядок заканчивается клеточным кластером их пента- и гептагона с пересечением трех клеточных сторон; *б* – в конце двух последовательно обрывающихся рядков у вершины последнего пентагона сходятся четыре клеточных стороны; слуховой эпителий улитки птиц, конфокальная микроскопия.

4.4. Комбинация дефектов

В реальных мозаиках все описанные дефекты обычно сосуществуют в различных комбинациях. В итоге реальные ткани представляют собой совокупность бездефектных участков различных размеров, внутри и на границах которых встречаются как точечные дефекты, так и дислокации в виде обрывов и смещений (результат поликристаллического строения). Поэтому существующие внутри участков клеточные решетки и ряды не непрерывны, а представляют собой последовательности различной длины, включающие от 5 до 20 и более клеток. Несколько рядов могут идти параллельно, затем часть их обрывается, другая – меняет направление под различными углами. Ряды могут расходиться, давая место новым, вновь сходясь, образовывать завитки и т. д. В итоге расположение клеток формирует сложную картину, отдаленно напоминающую дактилоскопический рисунок. Это свойственно как покровной ткани (эктодерма зародыша лягушки), так и сенсорным эпителиям (мозаикам слухового эпителия улитки птиц и сетчатки рыб, рис. 7).

4.5. Понятие о концентрации дефектов

Из общих соображений ясно, что количество дефектов в мозаиках может быть различным. Поэтому, наряду с проведенной дифференциальной характеристикой различных дефектов, важно уметь оценивать их концентрацию, то есть степень зашумления ими различных мозаик. Это можно делать по-разному. Например, путем прямого подсчета определять количество дефектов, приходящихся на некоторое фиксированное количество (100, 1000 и т. д.) клеток. Можно проводить и интегральную оценку ко-

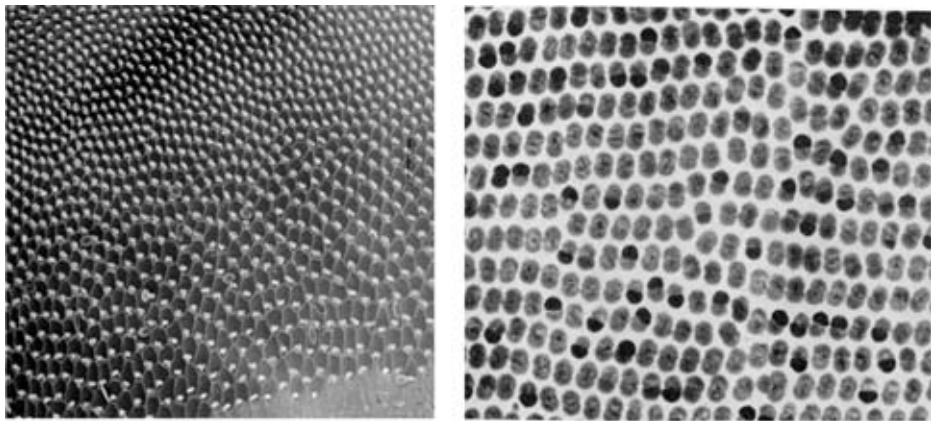


Рис. 7. Общий вид паттернов, формируемых комбинациями дефектов. Сочетание регулярных рядов рецепторных клеток и их дефектов формирует характерный паттерн, напоминающий дактилоскопический рисунок. Слева – слуховой эпителий улитки птиц (сканирующая электронная микроскопия). Справа – мозаика колбочек в сетчатке рыбы *Gadus minutus* (Engstrom, 1961), световая микроскопия.

личества различных дефектов, используя такой косвенный показатель, как дисперсия величины клеточной смежности. Эта величина дает меру рассогласования идеальных моделей бездефектной структуры и реальных тканевых мозаик. Наконец, для характеристики концентрации дефектов, возможно, будет удобно использовать и дробную размерность, принятую для характеристики фракталов.

Проведенная прикидочная оценка путем прямого подсчета показала, что количество дефектов (их концентрация) в разных тканях действительно может принимать различные значения. Например, в эмбриональных тканях, в которых интенсивно идут процессы размножения и гибели клеток, концентрация дефектов высока: в эпидермисе зародыша лягушки на каждые 100 клеток приходится по 5-10 различных дефектов. С другой стороны, в тех тканях, в которых пролиферация практически закончилась (например – сенсорные эпителии), регулярность строения является более выраженной и они на большом протяжении нередко уподобляются идеальным бездефектным монокристаллам. Наглядный пример – мозаики в нормальном фасеточном глазу дрозофилы, где один дефект приходится более, чем на 1000 омматидиев.

Результативность интегральной оценки количества дефектов была показана нами при количественной оценке дисперсии тканевой регулярности (Савостьянов, Грефнер, 1993). Отметим, что анализ распределения клеток по смежности является традиционным вопросом при формализованном изучении тканевых клеточных мозаик (Смолянинов, 1980; Маресин, 1990).

5. ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ДЕФЕКТОВ

Итак, различные дефекты клеточной упаковки действительно присущи реальным тканям (аналогичные дефекты наблюдаются и в мозаиках растений). В этом отношении клеточные пласты подобны кристаллам и прочим регулярным структурам. Причины возникновения дефектов в реальных тканевых мозаиках могут быть разными. Так, точечные дефекты вызываются процессами пролиферации и гибели клеток, а также их внедрением или вычитанием. Протяженные дефекты возникают на границах мозаик, различающихся по составу и структуре, или образуются в результате сдвигов. Объемные дефекты появляются вследствие нарушения однородности строения трехмерного пласта. Отметим, что подобные дефекты существуют и на ультраструктурном уровне. В качестве примера можно указать на локальные нарушения упаковки капсомеров в вирусах и фагах, на точечные и протяженные дефекты строения актин-миозиновых мозаик в мышцах различных животных, на дефекты укладок светочувствительных «ворсинок» в рабдомерах (Грибакин, 1981), а также во многих других случаях.

В чем же может состоять биологический смысл дефектов? Являются ли они локальными структурными несовершенствами, которыми можно пре-

небрежь, или они служат источником дополнительных тканевых свойств и потому заслуживают специального внимания и исследования? Отвечая на этот вопрос, следует принять во внимание их важнейшую черту, а именно то, что по своему микроокружению и планарной (циркулярной) дифференцировке клетки в области дефектов всегда отличаются от остальных клеток мозаики (решетки). Другими словами, речь идет о локальном изменении специализации и интеграции клеток. На этом основании можно полагать, что клетки дефектов будут отличаться от клеточного большинства и функциональными свойствами. Это отличие позволяет ставить вопрос о выделении структуро- и дефектозависимых свойств тканей (Савостьянов, 2005).

Структурозависимые свойства обеспечиваются правильной структурой клеточной мозаики (решетки). Это – главные свойства, заключающиеся в отправлении основных тканевых функций (изоляция, секреция, рецепция и т. д.). Дефектозависимые – это особые новые свойства, возникающие у клеток в области дефектов и придающие тканям дополнительные характеристики. Скажем, клетки в зоне дефекта за счет измененной дифференцировки могут приобретать не свойственные остальным клеткам способности (достаточно вспомнить о клетках раневой поверхности). В случае точечных дефектов это может быть способность к эктопической гормональной активности, к выработке гетероорганных антигенов, к фагоцитозу (Васильев и др., 1975), или к повышенной чувствительности к воздействию вирусов, канцерогенов и т. д. Другими словами, клетки дефектов могут становиться активными функциональными центрами, придающими ткани дополнительные возможности. Отметим, что аналогичным образом в физике твердого тела уже давно различают структуро- и дефектозависимые свойства (Келли, Гровс, 1974), и практически вся твердотельная электроника основана на дефектах кристаллов.

В общем виде, наличие дефектов и порождаемого ими зашумления регулярных структур можно рассматривать как сосуществование и конкуренцию порядка и хаоса. Доля хаоса, дающая некоторую степень свободы детерминированным регулярным клеточным решеткам, создает предпосылки для их адаптации к локальным изменениям условий (Исаева и др., 2004). Применительно к клеточным пластам можно предположить, что паттерны, формируемые комбинациями регулярных участков клеточных мозаик и их дефектов, могут отражать историю развития пласта и его тонкую функциональную настройку. В силу этого такие паттерны, как и дактилоскопические рисунки, могут иметь уникальный характер. Например, обращаясь к слуховому эпителию птиц, можно предположить, что правильный характер упаковки клеток служит основой для восприятия чистых тонов. Дефекты же и паттерн, формируемый ими, могут служить средством настройки органа слуха на комбинацию различных обертонов, составляющих уникальный звуковой образ родителей и родного места (так

называемая слуховая дискриминация (Хаютин, Дмитриева, 1981)), и запечатления этого образа. То же можно сказать и о настройке сетчатки. Однако эта гипотеза нуждается в проверке.

В целом же следует признать, что в настоящее время о свойствах дефектов и их влиянии на функционирование тканей (и ультраструктур) практически ничего не известно. В связи с этим можно наметить некоторые вопросы, заслуживающие изучения.

1) По аналогии с кристаллографией (Шаскольская, 1984) можно полагать, что совокупность точечных дефектов и вакансий в клеточных мозаиках (решетках) может представлять собой новые функциональные объекты с только им присущими свойствами. В частности, пары одновременно возникающих и обычно лежащих рядом пентагональных и гептагональных клеток, как на рис. 1е, или дефектов типа вакансий и внедрений, как на рис. 1в, могут составлять варианты таких объектов.

2) Другое вероятное свойство дефектов – их способность к перемещению в пласте. В результате может происходить не только возникновение новых дефектов, но и залечивание старых путем миграции дефекта к краю пласта и выхода за его пределы. В другом случае разнонаправленные дислокации при их продолжении до слияния также способны нейтрализовать друг друга и приводить к исчезновению дефекта. В частности, такое исчезновение произойдет, если оборванные рядки на рис. 3б продолжить до их соприкосновения за счет избирательной клеточной пролиферации.

3) О концентрации дефектов и трансформации мозаик.

Понятие о концентрации дефектов ставит вопрос о пределах ее изменений. Так, в небольшой концентрации дефекты распределяются в пласте случайно и лишь модифицируют его свойства. В значительной же концентрации они могут приводить к формированию новых регулярных подрешеток, т. е. к тотальной трансформации клеточных мозаик (решеток) и возникновению тканей с новой структурой и свойствами. Другими словами, может осуществиться фазовый переход. Величина диапазона изменения концентрации дефектов и ее нижний и верхний пределы являются еще одной важной характеристикой тканевых решеток.

Семейство описанных ранее бездефектных моделей таких решеток (Савостьянов, 2005, 2012) позволяет установить потребную для их трансформации долю внедренных клеток. Например, для превращения монокромной гексагональной мозаики из клеток В в хроматические мозаики состава AB_2 , AB_3 или AB_6 необходимо в вершины исходной мозаики внедрить ~ 33, 25 и 14 % клеток А соответственно. Подобным же образом этот вопрос решается и для других мозаик и дефектов. При этом обе мозаики (исходная и вновь возникающая) могут быть как бездефектными, так и содержать дефекты.

В последнем случае можно говорить о зашумлении исходных монокромных мозаик дефектами, скажем, тогда, когда их концентрация не-

велика и не превышает половины названных цифр. В этом диапазоне концентрация дефектов может плавно меняться, не приводя к тотальной трансформации исходной мозаики. Примером может служить различная концентрация ионоцитов (Dubaiissi, Papalopulu, 2011) или ресничных клеток (Савостьянов, Грефнер, 1993) в эктодерме зародыша лягушки. Но когда концентрация дефектов начинает заметно возрастать и достигает некоторого критического уровня (выше половины потребного для полного насыщения вакансий), становится возможным говорить о переходе зашумления в трансформацию, т. е. о фазовом переходе (знаменитый переход количества в качество). При этом вначале может происходить возникновение несовершенной (с дефектами) новой мозаики. После завершения процесса и заполнения всех вакансий новая мозаика может стать и бездефектной. Этот же процесс может протекать и с другими видами дефектов, связанных с разрывом межклеточных связей и возникновением микрополостей. Их накопление вначале также может лишь зашумлять структуру ткани, но в итоге может закончиться полным исчезновением регулярной решетки, т. е. “плавлением” ткани. Порядок перейдет в хаос. Клинически это будет проявляться в виде воспаления или развития регенерационных blastem. В принципе такое «плавление» обратимо и может завершиться обратной «кристаллизацией» в регенерации, т. е. хаос перейдет в порядок.

Отметим, что подобные явления характерны для твердых тел. Например, в чистых кристаллах может увеличиваться доля примесей с формированием вначале дефектов, а затем – новой регулярной решетки. С другой стороны, по мере нагревания и тепловой раскочки кристаллической решетки в ней рвутся связи и возникают дефекты, концентрация которых нарастает вплоть до плавления. По аналогии с этими явлениями зашумленные дефектами ткани можно называть “горячими”. Таковы эмбриональные и регенерирующие ткани. С другой стороны, те закончившие развитие и слабообновляющиеся ткани, в которых регулярность решетки отчетливо выражена, а концентрация дефектов минимальна, можно называть “холодными”. Таковы нейро- и сенсорные эпителии. Идея шкалы для измерения подобной “температуры” была предложена нами ранее (Савостьянов, 2005).

В связи со сказанным возникает вопрос: при какой концентрации дефектов можно говорить не о зашумлении исходной, а уже о возникновении новой (пусть несовершенной) мозаики? В общем виде подобный вопрос обсуждается в концепции перколяции (Эфрос, 1982). Применительно к развитию он затрагивался в работе Шабалкина и Шабалкина (2007). Эта концепция может оказаться полезной и для описания трансформаций клеточных решеток различных тканей.

Итак, полученные результаты имеют идейную общность с физикой твердого тела. Наряду с изучением регулярных клеточных решеток, мозаик и их дефектов ставится новый вопрос: при какой концентрации послед-

них можно говорить о возникновении новой мозаики? Или ее плавления? Т. е. когда из дефектов возникнет новая «фаза»? Этот вопрос может иметь важное практическое значение при изучении развития и патологии тканей. Дальнейшие теоретические и экспериментальные исследования клеточных решеток и их дефектов могут привести к созданию теоретических основ синтетической биологии в той ее части, которая касается предсказательной трехмерной гистологии и тканевой инженерии.

6. ВЫВОДЫ

1) Реальные ткани, являясь регулярными клеточными решетками, содержат различные дефекты.

2) Клетки из зоны дефектов обладают особыми свойствами. На этом основании возможно выделение структуро- и дефектозависимых свойств ткани.

3) Рисунок, формируемый рядами пласта (паттерн), может оказаться новым информативным признаком. Возможно, он отражает тонкую функциональную настройку ткани.

4) В сенсорных тканях возникающий в результате дефектов паттерн может служить способом запечатления уникальных особенностей (в частности, звуковых) среды обитания.

5) Понятие о концентрации дефектов ставит вопрос о диапазоне ее изменений и его пределах, за которыми кончается зашумление и начинается трансформация.

Выражаю благодарность О.Ф. Луцкой (СПб ГЭТУ (ЛЭТИ)) за просмотр статьи и конструктивную критику, а также Т.Б. Голубевой (МГУ) и Н.М. Грэфнер (ИНЦ РАН) за помощь в подборе иллюстраций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Ю.М.* и др. 1975. Влияние межклеточных контактов в эпителиальных пластах на способность поверхности клеток к адгезии и фагоцитозу частиц // Цитология. Т. 17. № 12. С. 1400–1405.
- Грибакин Ф.Г.* 1981. Механизмы фоторецепции насекомых. Л.: Наука. 214 с.
- Журавский С.Г., Лопотко А.И., Томсон В.В., Цвылева И.Д.* 2004. Общепатологические аспекты повреждения волосковых клеток спирального органа // Архив патологии. Т. 66. № 1. С. 44–49.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю.* 2004. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе. Владивосток: Дальнаука. 162 с.
- Келли А., Гровс Г.* 1974. Кристаллография и дефекты в кристаллах. М.: Мир. 496 с.
- Магницкая Е.Г., Грэфнер Н.М., Голубева Т.Б.* и др. 2009. Трансформация трехмерного строения эпителия в развитии на примере рецепторного эпителия слухового сосочка птиц // Сенсорные системы. Т. 23. № 4. С. 334–345.

- Маресин В.М.* 1990. Пространственная организация эмбриогенеза. М.: Наука. 169 с.
- Романова Л.К.* 1987. Органы дыхания / Атлас сканирующей электронной микроскопии клеток, тканей и органов. Ред. О.В. Волкова, В.А. Шахламов, А.А. Миронов. М.: Медицина. С. 288–333.
- Савостьянов Г.А.* 2005. Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев. СПб: Наука. 357 с.
- Савостьянов Г.А.* 2011. Понятие об элементарных единицах многоклеточности и их естественной системе / Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Мат-лы школы для молодых специалистов и студентов к 105-летию со дня рождения академика А.В. Иванова. СПб. С. 81–85.
- Савостьянов Г. А.* 2012а. Теоретический анализ и формализованное описание разделения труда как одного из инвариантов развития сообществ различной природы / Эволюция: аспекты современного эволюционизма. Ред. Л.Е. Гринин, А.В. Коротаев, А.В. Марков. М.: Либроком. С. 48–85.
- Савостьянов Г.А.* 2012б. Возникновение элементарных единиц многоклеточности и формирование пространственной организации клеточных пластов // Изв. РАН. Сер. биол. Вып. 2. С. 164–174.
- Савостьянов Г.А., Грефнер Н.М.* 1993. Трансляционная симметрия клеточных мозаик эктодермы зародыша амфибий как проявление их модульного строения // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 805–813.
- Савостьянова Е.Г., Воробьев А.В., Грефнер Н.М.* и др. 2007. На пути к трехмерной гистологии. Применение компьютерных моделей к реконструкции трехмерной структуры биологических тканей на примере анализа строения слухового эпителия птиц // Морфология. Т. 131. Вып. 1. С. 8–17.
- Савостьянов Г.А., Грефнер Н.М., Магницкая Е.Г.* 2011. Компьютерное моделирование пространственной организации клеточных пластов // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Мат-лы 2 Всерос. конф. к 105-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. СПб. С. 303–306.
- Смолянинов В.В.* 1980. Математические модели биологических тканей. М.: Наука. 368 с.
- Хаятин С.Н., Дмитриева Л.П.* 1981. Организация естественного поведения птенцов. М.: Наука. 135 с.
- Шабалкин И.П., Шабалкин П.И.* 2007. Определение момента перехода организма из одного периода развития в другой по количеству функционально измененных клеток // Цитология. Т. 49. № 1. С. 21–25.
- Шаскольская М.П.* 1984. Кристаллография. М.: Высш. шк. 376 с.
- Эфрос А.Л.* 1982. Физика и геометрия беспорядка. Библиотечка «Квант». Вып. 19. М.: Наука. 265 с.
- Classen A.K., Anderson K.I., Marois E., Eaton S.* 2005. Hexagonal Packing of Drosophila Wing Epithelial Cells by the Planar Cell Polarity Pathway // Develop. cell. V. 9. P. 805–817.

- Dormer K.J.* 1980. Fundamental tissue geometry for biologist. London: Cambridge univ. press. 150 p.
- Dubaissi E.* 2011. Papalopulu N. Embryonic frog epidermis: a model for the study of cell-cell interactions in the development of mucociliary disease // Disease models and mechanisms. V. 4. P. 179–192.
- Engstrom K.* 1961. Cone types and cone arrangement in the retina of some Gadids // Acta zool. V. 42. № 2. P. 227–243.
- Lecuit Th., Lenne P.F., Munro E.* 2011. Force generation, transmission, and integration during cell and tissue morphogenesis // Ann. rev. cell develop. biol. V. 27. P. 1–28.
- Lecuit Th.* 2005. Adhesion remodeling underlying tissue morphogenesis // Trends in cell biology. V. 15. № 1. P. 34–42.
- Lye C.M., Sanson B.* 2011. Tension and epithelial morphogenesis in drosophila early embryos / Forces and tension in development. Current topics in develop. biol. V. 95. Ed. M. Labouesse. P. 145–186.

**THEORETICAL AND EVOLUTIONARY BIOLOGY
OF STRUCTURAL DEFECTS IN REGULAR CELL MOSAICS
THEIR POSSIBLE FUNCTIONAL SIGNIFICANCE**

G.A. Savostjanov

Epithelium as a regular cellular network (lattices) having histionic structure and characterized by translational symmetry and stoichiometry composition is considered. Different kinds of defects are characteristic for these lattices. Topological and geometric models of these defects are offered and their realism is proved by comparing the model with the actual tissues. It is suggested that defects in cell lattices can impart additional properties of the tissues.

СИММЕТРИЯ В СКЕЛЕТАХ РАДИОЛЯРИЙ: ПРАВИЛА И ИСКЛЮЧЕНИЯ

М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

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

История развития радиолярий с раннего кембрия до наших дней – это история выработки различных и самых разнообразных по геометрии скелетов, стремящихся к классической симметрии: сферы и сфероиды, конусы, цилиндры и многие другие причудливые формы, но с неизменными элементами смешанной симметрии. Скелеты со смешанной симметрией появились в самом начале эволюции радиолярий и доминировали на всех ее этапах. Но подобные фигуры с точки зрения классической симметрии являются асимметричными, лишенными какой-либо упорядоченности. Однако они не бесформенны, а, скорее, гармоничны в своем строении. Классическая симметрия никогда не реализуется в биологических и кристаллических объектах с математической точностью. Живые организмы и минералы являются композиционно-сложными и структурно-совершенными иерархически организованными системами вещественно-материального мира. Поэтому уподобление скелетов радиолярий кристаллическому телу с идеальной симметрией неправомерно.

Ключевые слова: Radiolaria, классическая симметрия, смешанная симметрия, типы симметрии, морфология, фанерозой.

Идеи связи симметрии с цитологией, физиологией, биологией, экологией и таксономией живых одноклеточных и многоклеточных организмов восходят к проморфологии Э. Геккеля (Haeckel, 1884) и весьма детально были проработаны В.Н. Беклемишевым (1964), по мнению которого эволюционное развитие Живого всегда и при всех условиях совершается направленным прогрессивным порядком:

- от простого к сложному и сверхсложному;
- от нерасчлененного, недифференцированного к расчлененному, дифференцированному;

- от олигомерного плана строения тела к полимерному и метамерному;
- от топически неопределенных структур к топически определенным;
- от отсутствия симметрии к симметрии;
- в отдельных случаях, в результате супердифференциации, к вырождению симметрии, к асимметрии неопределенности.

Беклемишев (1964) полагал, что тип симметрии какой-либо группы протист является показателем ее эволюционного совершенства и развитости и, следовательно, определяет ступень группы в систематике, ее место в системе естественной классификации организмов. При этом отсутствие симметрии указывает, на архаичность, примитивность, неразвитость группы; появление сложных и усложняющихся типов симметрии, свидетельствует о более высокой ступени эволюционного развития и более высоком месте в системе классификации организмов. Случаи же ярко выраженной билатеральной симметрии свойственны гиперспециализированным формам, обладающим сложнейшими планами строения и полной дифференцировкой частей.

В мире Живого немало симметричных форм, или, во всяком случае, таких, внешний облик которых позволяет говорить о симметричном (или приближенно симметричном) строении и устройстве тела организмов. Довольно много их среди протист, в том числе и радиолярий, однако у последних часто возникают формы скелетов, которые нельзя назвать строго симметричными.

Радиолярии – это одноклеточные морские (океанские) планктонные протисты, способные к экстракции растворенного кремнезема из морской воды и к постройке из него опалового внутреннего скелета. Они обладают одними из самых совершенных (с геометрической точки зрения) и крайне разнообразных форм скелета, являясь самым настоящим чудом природы. Многие исследователи полагали и полагают, что проявления различных видов симметрии в скелетах этих удивительных созданий являются нормой для группы и свойственны радиоляриям на протяжении всей истории их эволюционного развития.

Радиолярии подтипа *Polycystina* появились в биосфере весьма давно, на заре «кембрийского взрыва скелетной жизни». При этом на переходе от венда (эдиакария) к кембрию скелеты радиолярий предстают вполне сформированными, т.е. достигшими зрелой стадии эволюционного развития (Афанасьева, Амон, 2012а). В раннем кембрии, в самом начале эволюционного развития данной группы протистов, в геометрии скелетов радиолярий преобладающее значение имели симметричные тела вращения – шары (сферы), иногда эллипсоиды. В качестве дополнительных элементов скелетов (внешняя орнаментация, иглы, перекладины решетчатой ткани) были также использованы и другие геометрические тела вращения – конусы (иглы, шипы), пирамиды, как разновидность конусов (граненые иглы, шипы), цилиндры и призмы (перекладины скелетной ткани и граненые иглы).

КЛАССИЧЕСКАЯ СИММЕТРИЯ

Изучению симметрии радиолярий всегда придавалось большое значение (Naesckel, 1884; Мордухай-Болтовской, 1936; Хабаков и др., 1959; Жамойда, Козлова, 1971; Жамойда, 1981; Петрушевская, 1986; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006 и др.). Еще три десятилетия тому назад А.И. Жамойда писал: «до сих пор недооценивается значение сравнительного изучения симметрии скелетов радиолярий с целью использования при разработке классификации подкласса и экологии его представителей. Здесь еще широкое поле деятельности для палеонтологов и неонтологов» (Жамойда, 1981, с. 9). И эти слова до сих пор остаются актуальной исследовательской программой.

В скелетах радиолярий мы различаем следующие типы симметрии согласно морфологическому ряду Беклемишева (1964).

Сферическая (гомаксонная) (рис. 1а). Симметричность относительно вращений в трехмерном пространстве на произвольные углы. Имеется центр симметрии, в котором пересекается бесконечное число осей симметрии бесконечно большого порядка. Скелеты имеют форму шара.

Правильная полиаксонная (рис. 1б). Строго определенное число осей симметрии определенного порядка. Если число осей сокращено до 20 или 4-6, то уменьшается и число радиусов симметрии. Чаще всего такие скелеты имеют форму близкую к шару или форму производную от сферы. Возможно, это оптимальное приспособление к планктонному образу жизни.

Ставраксонная (монаксонная, гомополярная) (рис. 1в-е; рис. 2а-д; рис. 3а-в). Число осей сокращено до одной с равноценными полюсами, то есть пересекаемая в центре плоскостью симметрии, в которой лежат не менее двух дополнительных осей симметрии. Такие скелеты оказываются сплюснутым в направлении этой оси или, наоборот, вытянутым вдоль нее.

Радиально-лучевая (аксиальная) (рис. 1ж, з; рис. 2ж-и; рис. 3г). Симметричность относительно поворотов на произвольный угол вокруг какой-либо оси (симметрия вращения неопределенного порядка).

Монаксонная (гетерополярная) (рис. 1и, к). Полюсы единственной оси не равнозначны, а центр симметрии исчезает. Число радиусов симметрии неопределенно, может равняться 3 или 2. В последнем случае образуются две половины скелета, которые можно теоретически совместить, повернув вокруг оси. Исходно гетерополярные формы радиолярий (Pylomariata, мезозойско-кайнозойские Nassellaria и Phaeodaria) имеют более или менее удлиненные конические скелеты. Число радиусов симметрии 2-4, редко 5-6, наиболее обычное число внешних придатков – 3, так называемый треножник.

Билатеральная (рис. 1л; рис. 3д). Дифференцирование скелета в направлении одной морфологической оси (условно верх-низ) и в направлении переднезадней оси, которая лежит в плоскости симметрии: получают

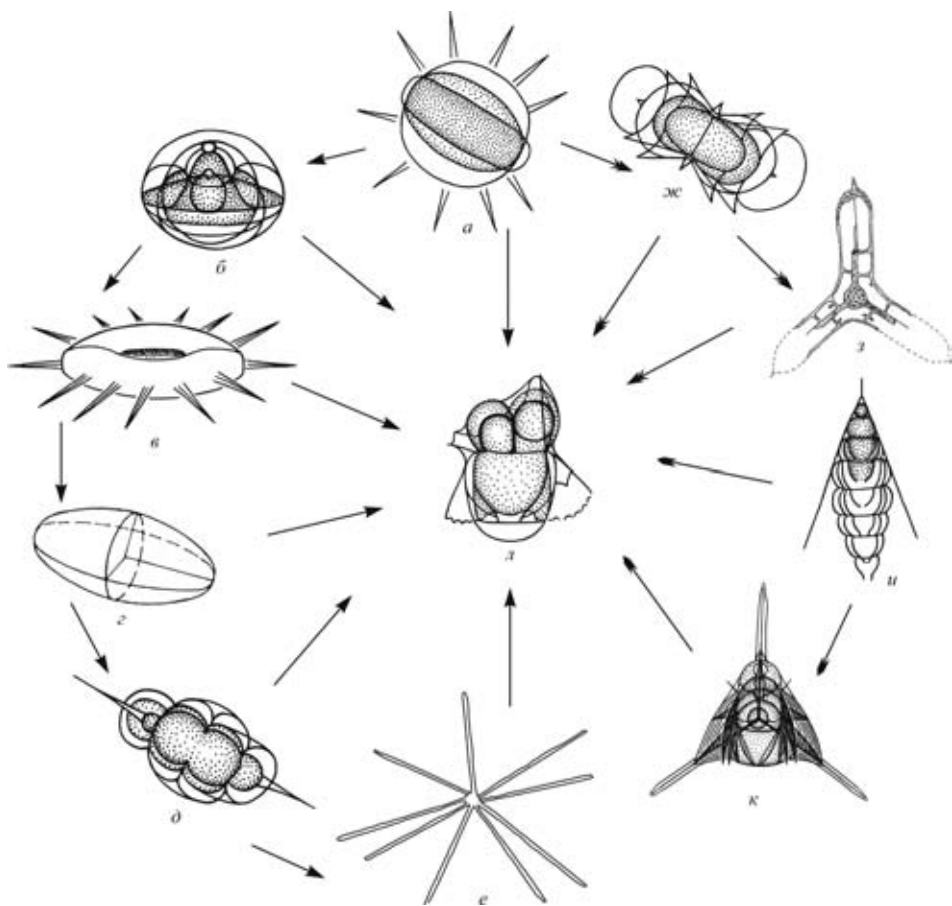


Рис. 1. Симметрия и возможные преобразования формы скелета в филогенезе радиолярий Polycystina (по Петрушевская, 1986 и Афанасьева, Амон, 2006 с изменениями и добавлениями): *а* – сферическая: гомаксонная; *б* – правильная полиаксонная: субсферическая; *в-е* – гомополярная (ставраксонная): *в* – дисковидная, *г* – эллипсоидальная, *д* – веретеновидная, *е* – п-лучевая; *з* – радиально-лучевая; *ж* – гантелевидная, *з* – лучевая; *и, к* – монаксонная (гетерополярная): *и* – субконусовидная, *к* – форма треножника; *л* – билатеральная, разнообразной формы.

зеркальные половинки скелета. Билатеральная симметрия является завершающей ступенью специализации радиолярий, причем не только внутри скелета, но в наружном расположении камер и сегментов, например, Acanthodesmiidae, Cannobotryidae и Albaillellata. Например, нами (Афанасьева, Амон, 2003, 2006) предлагалась гипотетическая модель происхождения билатерально-симметричных псевдораковин Lapidopiscidae от гетерополярных скелетов Ceratoikiscidae, состоящих из трех игл, пересекающихся в форме треугольника (рис. 3 *г*).

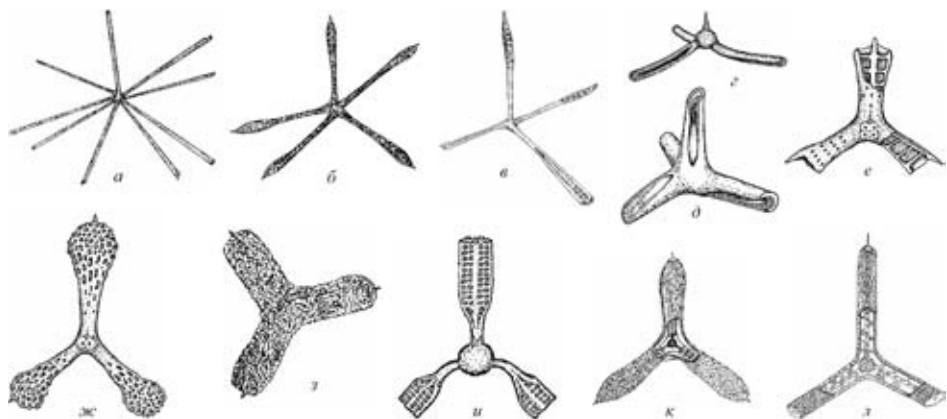


Рис. 2. Лучевые и лопастные скелеты ставраконных радиолярий отряда Radiiformata: *a* – Polyfistulidae: Polyfistula; *б, в* – Quadriremidae: *б* – Quinqueremis, *в* – Quadriremis; *з, д* – Ormistonellidae: *з* – Nazarovella, *д* – Ormistonella; *е* – Deflandrellidae: Deflandrella; *ж-л* – Latentifistulidae: *ж* – Ishigaum, *з* – Latentifistula, *и* – Pseudotormentus, *к* – Latentibifistula, *л* – Triactofenestrella.

Анализ геометрических форм скелетов радиолярий позволяет поновому подойти к вопросу о возможном усложнении типов симметрии по четырем основным направлениям (Афанасьева, Амон, 2006, 2012в):

- (1) от почти идеальной сферы (рис. 1*а, б*) до дисковидных, эллипсоидальных, веретеновидных (рис. 1, *в-д*) и п-лучевых скелетов (рис. 1*е*);
- (2) радиально-лучистые формы (рис. 1*ж, з*);
- (3) субконусовидные скелеты с пиллом (рис. 1*и, к*);
- (4) формирование иглистого скелета Aculearia (рис. 3*а-з*).

Билатеральная симметрия (рис. 1*л*; рис. 3*д*), как подчеркивал Беклемишев (1964), может возникать независимо самыми разными путями от каждой из перечисленных форм скелета.

М.Г. Петрушевская (1981, 1986) рассматривала последовательность усложнения симметрии скелетов в филогенезе радиолярий согласно морфологическому ряду Беклемишева (1964), как подтверждение идеи Геккеля

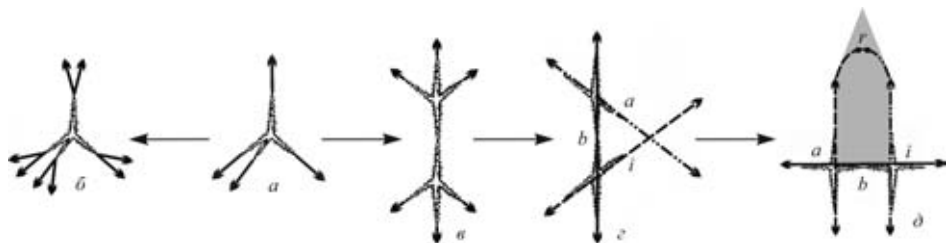


Рис. 3. Схема формирования иглистого скелета Aculearia (Афанасьева, Амон, 2006: *а* – Palacantholithidae, *б* – Palaeospiculinae, *в* – Xiphoclaudiellidae, *з* – Ceratoikiscidae, *д* – Al-bailllellata. Обозначения: *а, б, и* – основные иглы скелета.

(Haеckel, 1884) о происхождении гетерополярных *Nassellaria* от гомаксонных сферических предков. Однако это кажется нам не столь вероятным. Появление и развитие разнообразных субконусовидных форм с пилломом (рис. 1и, к) является самостоятельным направлением становления билатеральных скелетов радиолярий (Афанасьева, Амон, 2006).

Согласно представлениям, восходящим к «конструктивной морфологии» Д.Д. Мордухай-Болтовского (1936), сферическая и сфероидная формы скелета, обеспечивая высокие прочностные характеристики, одновременно являются весьма экономичными в плане расходования организмом вещества, энергии и информации для ее создания (принцип «минимакса» – достижение максимального результата при минимуме средств). Эти формы скелета являются идеальными для обеспечения планктонного образа жизни, присущего многим протистам (Петрушевская, 1986; Афанасьева, Амон, 2006; Войтеховский, 2002).

Показано, что в живой природе реализуется не все многообразие теоретически возможных полых полиэдров, предельным выражением которых являются сфера и сфероид, а только лишь весьма ограниченная часть. Это связано с программой «экономного расходования вещества и энергии» по Ю.Л. Войтеховскому (2002). Одним из важных выводов Войтеховского (2002, 2004а,б, 2012) является биоминеральная гомология между полиэдрами фуллеренов углерода, полиэдрами вирусов, скелетов радиолярий и колоний вольвоксов. Данная гомология предопределена не столько вещественным воплощением, сколько топологической оптимальностью формы, реализующей минимум энергетических и материальных затрат. Небезынтересно отметить, что потенциально стабильными являются фуллерены диапазона C₆₀-C₁₀₀, т. е. максимально симметричные, с минимальным числом контактирующих граней. Этим условиям отвечают икосаэдрическая и додекаэдрическая группа полиэдров, часто воплощающаяся в скелетах сферических радиолярий (Афанасьева, Амон, 2004).

При этом важно подчеркнуть, что сфероиды и полиэдры неоднократно появлялись в большом количестве на разных этапах эволюционного развития радиолярий, и не были отринуты как «пройденный примитивный» этап, а наоборот выбирались как наиболее оптимальные по расходованию строительного материала и идеальные для жизни в планктоне.

Гетерополярная и другие типы так называемых «высших» симметрий более затратные и скорее отражают узкие приспособительные реакции. Среди радиолярий это наглядно проявляется у представителей класса *Stauraxonaria*.

Вместе с тем, «зависимость между формой симметрии простейших, с одной стороны, средой обитания и способом движения, с другой, – отнюдь не является однозначной и абсолютной» (Беклемишев, 1964, с. 33).

СМЕШАННАЯ СИММЕТРИЯ

Появившиеся в раннем кембрии радиолярии не «удовольствовались» только наиболее экономной сферической (сфероидной) формой, а начали создавать фигуры со смешанной симметрией, ведущей к дополнительным расходам вещества и энергии. Подобные траты оправданы тем, что разнообразная внешняя орнаментация на скелете существенно облегчает парение (флотирование) организма в толще воды в различных по физико-химическим параметрам (температура, плотность, вязкость, соленость, содержание газов и определенных растворенных минеральных веществ и др.) биотопах Мирового океана (Петрушевская, 1986; Афанасьева, Амон, 2006).

Вся постратаннекембрийская история развития радиолярий вплоть до наших дней – это история выработки различных и самых разнообразных по геометрии скелетов, стремящихся к классической симметрии: сферы и сфероиды присутствуют во многих систематических группах; конусы широко представлены у населлярий; цилиндры, например, у представителей родов *Prunobrachium*, *Ommatogramma*; и многие другие причудливые формы, но с неизменными элементами смешанной симметрии.

Фигуры смешанной симметрии не могут быть разделены на равные части, следовательно, являются асимметричными с точки зрения классической симметрии. Огромное число морфотипов скелетов радиолярий образовано фигурами со смешанной симметрией, но такие фигуры никак нельзя назвать бесформенными, лишенными какой-либо упорядоченности, напротив, они гармоничны, соразмерны и конструктивны.

Комбинация различных геометрически-симметричных тел в одном скелете радиолярий приводит к вырождению симметрии. Так, если на правильной сфере появляется хотя бы одна цилиндрическая игла, то составная фигура будет иметь общими ось ∞ и плоскости симметрии, проходящие через эту ось (с исчезновением всех элементов симметрии цилиндра, перпендикулярных оси ∞ ; а у сферы – с возникновением выделенного диаметра и исчезновением перпендикулярных ему элементов). В общем случае сфера с «уложенным» на нее цилиндром, т. е. фигура со смешанной симметрией, сохранит лишь один элемент симметрии – плоскость, проходящую через ось цилиндра и центр сферы.

Классическая симметрия никогда не реализуется в биологических и кристаллических объектах с математической точностью. Живые организмы и минералы являются наиболее композиционно-сложными и структурно-совершенными иерархически организованными системами вещественно-материального мира. Конечная форма и структурированность скелета являются результирующим итогом действия и взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного (Голубев, 1981; Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Юшкин, 1996; Афанасьева, Амон, 2004, 2006).

Процесс роста скелета в клетке радиолярий, равно как и других организмов, контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми генетическим аппаратом, что не позволяет SiO_2 в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще ему в неживой среде (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2004, 2006).

В кристаллографии это привело к разделению понятий «реального кристалла» и «идеального кристалла». Кристаллографические исследования Р.В. Галиулина (1996а, б) показали, что если внутренняя геометрия зародыша кристалла совпадает с геометрией пространства, в котором он растет, то структура некоторое время продолжает расти. Однако пространство, в частности пространство органической матрицы скелетов, неоднородно, и для того, чтобы присоединить очередной атом, кристалл должен сначала подготовить для него место. В связи с этим в процессе роста кристалл меняет кривизну пространства. Для роста кристалла достаточно, чтобы его структура была комбинаторно правильной. И «если бы эта комбинаторная правильность могла сохраниться, то ничто бы не помешало собрать всю Вселенную в один кристалл. Однако комбинаторная правильность неустойчива, она всегда скатывается к метрической правильности, которая уже несовместима с меняющейся кривизной пространства (Кузьменков, 1977; Галиулин, 1994).

В противоположность кристаллам живые организмы не столь детерминированы. Эта недетерминированность проявляется в виде мутаций, которые снимают напряжения, возникающие между растущей структурой и пространством» (Галиулин, 1996б, с. 103-104).

АСИММЕТРИЯ

Классическая симметрия – это, хотя и важный, но не единственный способ проявления упорядоченности, регулярности и соразмерности строения организмов и их развития. Одним из проявлений упорядоченности биоструктур оказывается асимметрия, проявляющаяся во многих аспектах. Случаем отклонения от идеальной симметрии является смешение, соединение в предмете различных, иногда противоречивых симметрий. Такие фигуры, если брать их чисто геометрическую сущность, в целом представляются асимметричными, но составные части симметричны.

Распространено явление, когда геометрически возможными являются левые и правые зеркальные двойники в зеркальной симметрии, но в живой природе, наряду с существованием обеих зеркальных модификаций, существует и запрет на развитие какой-либо из модификаций. У радиолярий, например, направление ветвления апофизов на иглах и закручивание игл может быть либо только правым, либо только левым. Другим примером асимметрии у радиолярий и других живых биоструктур можно назвать расположение элементов морфологии по двум системам спиральных рядов на

поверхности более или менее вытянутого конуса. У радиолярий – это расположение камер у спирально свернутых *Porodiscidae*, у которых числа рядов, ориентированных противоположно, принимают не какие угодно значения, а только вполне определенные: 1/2, 2/3, 3/5, 8/13, 13/21..., пределом этого ряда является иррациональное число a (золотое сечение) (Амон, 2003):

$$a = 1/2 \cdot (\sqrt{5} - 1) \approx 0.61803\dots$$

Асимметрия не означает бесформенности, хаоса, и асимметрия у радиолярий – это гармония, которую мы всего лишь не можем описать языком классической теории симметрии из-за его недостаточности. Однако мы видим, понимаем и чувствуем эти гармонию. И здесь полезно напомнить, что эквивалентность высших порядков гармоний и хаоса проявляется в высшем равновесии. Гармонии должно быть в меру. Слишком много гармонии – это смерть. Слишком много хаоса – это распад (Мельников, Амон, 2001).

ДИССИМЕТРИЯ

Нелишне напомнить, что Беклемишев (1964), построив стройную восходящую систему усложнения симметрии, тем не менее, не считал ее идеальной и адекватно отражающей реалии мира протист. В частности он писал: «начав с полного, или почти полного отсутствия симметрии у амёб, в конце рядов развития, у наиболее дифференцированных инфузорий, динофлагеллят и пр., мы опять приходим к почти полному отсутствию симметрии» (Беклемишев, 1964, с. 28-29). Различая первичную асимметрию, т. е. асимметрию неопределенности, и вторичную, т. е. асимметрию гиперспециализации, Беклемишев (1964, с. 30) предложил обозначать вторую термином «диссимметрия», т. е. нарушенная симметрия.

С нашей точки зрения диссимметрия, иначе хиральность, есть уникальное свойство Живого реализовывать невозможные с точки зрения законов физики и химии процессы и явления, в том числе и в симметрии, и, как полагают, фундаментально отличающее Живое от Косного (Кизель, 1980). Считается, что о диссимметрии впервые писал Л. Пастер в 1848 г. и осознал ее как космическое явление жизни. Изучение диссимметрии продолжил П. Кюри, сформулировавший теорему в 1884 г., впоследствии названной его именем – «принцип Кюри». Позднее, в 1930-50х гг. проблеме диссимметрии придавал большое значение В.И. Вернадский, откуда термин и понятие получили распространение в отечественной литературе. На самом деле, Пастер в своих трудах, в том числе незадолго до своей кончины в 1883 г., говорил только об асимметрии: «Жизнь, открытая нам, есть порождение асимметрии мира и ее следствий... Я даже думаю, что все виды жизни в изначальной своей структуре, в своих внутренних формах являются порождением космической асимметрии» (Гарднер, 2007, с. 148).

Таким образом, как нам кажется, термин и понятие «диссимметрия», являющаяся частным случаем общей асимметрии (Шафрановский, 1968; Шубников, Копцик, 1972; Амон, 2003; Гаднер, 2007), мало пригодны для раскрытия проблемы симметрии тела у радиолярий и лучше пользоваться более нейтральным термином «асимметрия» или «нарушенная симметрия», «вырожденная симметрия», «недостаточная симметрия».

СТАВРАКСОННЫЕ РАДИОЛЯРИИ

Главной особенностью представителей класса *Stauraxonaria Afanasieva et Amon, 2005*, принципиально отличающей их от всех других радиолярий, является своеобразная форма скелета: от уплощенной дискоидальной и субтреугольной до веретенной, от пирамидальной до лопастной с тремя, пятью и более лопастями. Данный класс радиолярий характеризуется перекрестными осями симметрии, лежащими в плоскости, перпендикулярной главной оси: ставраксонные (монаксонные, гомополярные) (рис. 1*в-е*; рис. 2*а-д*) и радиально-лучевые (рис. 1*ж, з*; рис. 2*е-л*) типы симметрии. Представители класса *Stauraxonaria* распространены с позднего кембрия до наших дней.

Радиоляриям в целом присущ эволюционный тренд прогрессивного развития с усложнением структур скелета во времени (Петрушевская, 1986; Афанасьева, 2000; Амон, 2000; Афанасьева, Амон, 2006). Однако стараксонии в отдельных филах демонстрируют регрессивное развитие, чем-то напоминающее катаморфоз. Это наблюдается, например, по сокращению скелетных структур в линии развития (рис. 2*а-е*): от представителей рода *Polyfistula* (Южный Урал, артинский ярус; США, Невада и Техас, леонардский ярус) с семью и более лучами-лопастями к формам с пятью (*Quinqueremis*, средняя пермь США, Техас), четырьмя (*Nazarovella*, *Ormistonella*, верхняя пермь, Япония) и тремя лучами (*Defladrella*, верхняя пермь, Япония) (Афанасьева, 2000; Амон, 2000; Афанасьева, Амон, 2006).

Разумеется, это не есть истинный катаморфоз в том смысле, который в него обычно вкладывается в эволюционной биологии, т.е. регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования, лежащие в основе регрессивной эволюции – катагенеза по И.И. Шмальгаузену (Биологический..., 1986). Катаморфоз часто связан с потерей организмами в процессе эволюции некоторых приспособлений к частным условиям существования (деспециализация), например, у усоногих раков, оболочников и др. В случае ставраксоний верхней перми Японии имеет место не деспециализация, а наоборот, приспособление к каким-то особым условиям существования, возможно, к активной вулканической деятельности, свойственной региону (подушечные лавы), частым подвижкам блоков земной коры (олистостромы и олистолиты, конгломераты) (De Wever, Caridroit, 1984; Caridroit, De Wever, 1986), и, соответственно,

к очень активной гидродинамике (волнение, течения, включая турбидные потоки). В таких условиях избыточное количество лучей-лопастей в скелете может стать не только избыточным, но и опасным.

Интересно отметить, что при уменьшении (редукции) числа лучей статус симметрии скелета возрастает. Это относится к ставраксонариям с тремя лопастями, которые могут быть названы вполне симметричными: *Ishigaum*, *Latentifistula*, *Pseudotormentus*, *Latentibifistula*, *Triactofenestrella* (рис. 2ж-л). Представители данных родов отличаются развитием радиально-лучевых форм с одной неопределенной плоскостью симметрии, относительно которой две половины объекта зеркально симметричны. Но даже в этом случае, как, впрочем, и у истинно билатерально-симметричных животных (венец эволюции, по В.Н. Беклемишеву), зеркальная симметрия проявляется не в абсолютной аутентичности левой и правой половинок тела, а лишь в схожести или сравнительно полной идентичности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восприятие красоты у человека чаще всего связано с симметрией: «Симметрия отражения – один из древнейших и самых простых способов создавать изображения, радующие глаз» (Гарднер, 2007, с. 37). Неудивительно поэтому, что специалисты-протистологи, начиная с Геккеля (Haeckel, 1884), столько внимания уделяли симметрии, находя ее в одноклеточных микроорганизмах.

Радиолярии – редкая и своеобразная группа протист, использующая для построения внутреннего скелета полимер ортокремниевой кислоты и обладающая совершенным с геометрической точки зрения скелетом. Их скелеты не только фантастически разнообразны, но красивы и весьма привлекательны с эстетической точки зрения. Более того, известны попытки, уподобляя скелеты радиолярий кристаллам, создавать стройные классификационные схемы (Haeckel, 1884, 1887; Мордухай-Болтовской, 1936; Хабаров и др., 1959; Жамойда, Козлова, 1971; Точилина, 1989, 1997), подобно системе Федорова-Шенфлиса в кристаллографии, в которых вывод и объяснение наблюдаемых форм симметрии у живых тел представляли бы собой задачу геометрии и топологии, а не биологии.

Вместе с тем, классическая симметрия никогда не реализуется в биологических и кристаллических объектах с математической точностью. Живые организмы и минералы являются наиболее композиционно-сложными и структурно-совершенными иерархически организованными системами вещественно-материального мира. Поэтому уподобление скелетов радиолярий кристаллическому телу с идеальной симметрией неправомерно (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2004, 2006, 2012в):

(1) опаловая скелетная ткань радиолярий в прижизненном состоянии не является кристаллоидом, а проявляет себя как очень сложный по струк-

туре и свойствам биогенный агломерат кристаллических и органических компонентов;

(2) рост и развитие скелета не подчиняется законам симметрии, властвующих в мире кристаллов, включая сюда и принцип Кюри (наложение симметрии среды обитания на симметрию тела).

В действительности у радиолярий господствует не классическая симметрия кристаллов, а биосимметрия организмов. Более того, строго симметричные формы среди радиолярий достаточно редки. Морфологическое многообразие их скелетов образовано фигурами со смешанной симметрией. Но подобные конфигурации никак нельзя назвать бесформенными, лишенными какой-либо упорядоченности, хотя с точки зрения классической симметрии формы со смешанной симметрией являются асимметричными. Однако они не бесформенны, а, скорее, гармоничны в своем строении. Более того, формы со смешанной симметрией появились в самом начале эволюции радиолярий и доминировали на всех ее этапах.

Заметим также, что возникновение и существование новых структур скелета определяется исключительно активным взаимодействием с внешней средой и состоит в стремлении организмов адаптироваться к новым условиям с помощью более совершенных морфотипов. Такая адаптация сопровождается изменением (понижением) типа симметрии при переходе от прежнего более простого к будущему более сложному состоянию с возникновением принципиально новых качеств и свойств скелетов (Горяинов, Иванюк, 2001; Горяинов и др., 2012). Иными словами, в процессы экспансии радиолярий, особенно при освоении новых биотопов и обретении ими новых адаптивных реакций, периоды начальных стадий инвазии должны сопровождаться понижением типа симметрии, т.е. усилением асимметрии. Конечным стадиям экспансии будет свойственно повышение типа симметрии.

Таким образом, реальная смешанная симметрия в скелетах радиолярий является правилом, а не исключением. Поэтому можно вполне согласиться с выводом Войтеховского: «По-видимому, должен иметь место принцип: чем активнее движение биологической формы, чем динамичнее ее морфогенез, тем ниже ее результирующая симметрия. Ее абсолют – комбинаторно асимметричная форма» (Войтеховский, 2012, с. 9).

Но главное, чем симметрия живых организмов отличаются от идеальной симметрии кристаллов – это непредсказуемость и обязательное присутствие элементов нерациональности (Галиулин, 1996б). Гармонии должно быть в меру. Абсолютно симметричный мир – безжизненный.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблема происхождения жизни и становления биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амон Э.О.* 2000. Система высших таксонов ставраксонных радиолярий палеозоя // Ежегодник-1999 Института геологии и геохимии УрО РАН. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН. С. 3–11.
- Амон Э.О.* 2003. К вопросу об ограниченности использования элементов теории симметрии в классифицировании ископаемых радиолярий // Ежегодник-2002 Института геологии и геохимии УрО РАН. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН. С. 3–13.
- Амон Э.О.* 2005. Роль и значение симметрологии в классифицировании и описании радиолярий // Микропалеонтология в России на рубеже веков. Мат-лы 13 Всерос. микропалеонтол. совещ. (Москва, ГИН РАН, 21–23 ноября 2005). М.: Геос. С. 69–70.
- Амон Э.О.* 2011. Палеонтология микрофоссилий (микропалеонтология): учебное пособие. Екатеринбург: Изд-во Уральского гос. горного ун-та. 520 с.
- Афанасьева М.С.* 1990. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир. 480 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2003. Новая классификация радиолярий // Палеонтол. журн. № 6. С. 72–86.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2004. Синергетика пространственно-структурных взаимосвязей в биоминерализации скелетов радиолярий // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Тр. 4 Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ. С. 167–172.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиолярии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012а. Кембрийский этап эволюции радиолярий и его особенности // Современная микропалеонтология. Тр. 15 Всерос. микропалеонтол. совещ. (12–16 сентября 2012 г., Геленджик). М.: ГИН РАН. С. 261–264.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012б. Симметрия в скелетах ставраксонных радиолярий // Современная микропалеонтология. Тр. 15 Всерос. микропалеонтол. совещ. (12–16 сентября 2012 г., Геленджик). М.: ГИН РАН. С. 265–268.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012в. К вопросу о симметрии и асимметрии в скелетах радиолярий // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Тез. докл. конф., Москва, 14–16 ноября 2012 г. М.: ПИН РАН. С. 2–3.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012г. Полые структуры в скелетах радиолярий и их функциональное значение // Литосфера. № 6. С. 34–54.
- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 324 с.
- Биологический энциклопедический словарь. 1986 / Ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. Энциклопедия. 565 с.

- Войтеховский Ю.Л.* 2002. Биоминеральные гомологии: фуллерены, радиолярии, вольвоксы // Биниология, связь с другими парадигмами естествознания. Межвузовский сб. научн. тр. Тюмень: ТюмГНГУ. С. 112–118.
- Войтеховский Ю.Л.* 2004а. Примеры биоминеральной гомологии: I. Фуллерены и радиолярии // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Тр. 4 Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ. С. 59–62.
- Войтеховский Ю.Л.* 2004б. Примеры биоминеральной гомологии: II. Вольвоксы и вирусы // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Тр. 4 Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ. С. 62–65.
- Войтеховский Ю.Л.* 2012. Симметрия, диссимметрия и асимметрия полиэдрических форм: определения, становление, функции // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Тез. докл. конф., Москва, 14-16 ноября 2012 г. М.: ПИН РАН. С. 8–9.
- Галиулин Р.В.* 1994. Идеальные кристаллы в пространствах постоянной кривизны // Кристаллография. Т. 39. № 4. С. 581–585.
- Галиулин Р.В.* 1996а. Принципиальное различие между органическими и неорганическими структурами // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 9–10.
- Галиулин Р.В.* 1996б. Как жизнь спасает Вселенную от минерализации // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 103–104.
- Гарднер М.* 2007. Этот правый, левый мир: пер. с англ. Изд. 2-е, стереотипное. М.: Ком Книга, 272 с.
- Голубев С.Н.* 1981. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука. 164 с.
- Горяинов П.М., Иванюк Г.Ю.* 2001. Самоорганизация минеральных систем. М.: Геос. 212 с.
- Горяинов П.М., Иванюк Г.Ю., Калашиников А.О.* 2012. Самоорганизация структур литосферы – характерные признаки и практические следствия // Коэволюция геосфер: от ядра до Космоса. Мат-лы Всерос. конф., Саратов, 17–20 апреля 2012 г. Саратов: Саратов. гос. тех. ун-т. С. 106–110.
- Жамойда А.И.* 1981. Некоторые проблемы изучения радиолярий (этапность развития, зональная стратиграфия, наименование подкласса) // Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиолярий. М.: Наука. С. 5–9 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 226).
- Жамойда А.И., Козлова Г.Э.* 1971. Соотношение подотрядов и семейств в отряде Spermellaria // Новое в систематике микрофауны. Л.: ВСЕГЕИ. С. 76–82.
- Кизель В.А.* 1980. Оптическая активность и диссимметрия живых систем // Успехи физических наук. Т. 131. Вып. 2. С. 209–238.
- Кузьменков Л.С.* 1977. Рост структур с сохранением их подобия. Теория А.А. Власова. Процессы реального кристаллообразования. М.: Наука. С. 227.

- Мельников Б.Н., Амон Э.О. 2001. О соотношении гармоний и хаоса (несколько дефиниций) // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Мат-лы междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ. С. 15–18.
- Мордухай-Болтовской Д.Д. 1936. Геометрия радиоларий // Уч. зап. Ростов. ун-та. Вып. 8. С. 1–91.
- Назаров Б.Б. 1988. Радиоларии палеозоя. Л.: Недра. 231 с. (Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2).
- Петрушевская М.Г. 1981. Радиоларии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука. 406 с.
- Петрушевская М.Г. 1986. Радиолариевый анализ. Л.: Наука. 200 с.
- Точилина С.В. 1989. К систематике Nassellaria (класс Radiolaria). Палеонтологостратиграфические исследования фанерозоя Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 58–63.
- Точилина С.В. 1997. Проблемы систематики Nassellaria. Биохимические особенности эволюции. Владивосток: ДВО РАН. 71 с.
- Хабаров А.В., Стрелков А.А., Липман Р.Х. 1959. Подкласс Radiolaria // Основы палеонтологии. Т. 1. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР. С. 369–467.
- Шафрановский И.И. 1968. Симметрия в природе. Л.: Недра. 184 с.
- Шубников А.В., Копцик В.А. 1972. Симметрия в науке и искусстве. М.: Наука. 340 с.
- Юшкин Н.П. 1996. Биоминеральные взаимодействия. От биоминералогии к витаминералогии // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 7.
- Afanasieva M.S. 1990. Experimental evidence for changes during fossilization of Radiolarian tests and implications for a model of biomineralizations // Marine micropaleontol. № 15. P. 233–248.
- Afanasieva M.S. 2006. Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environ. Micropaleontol., Microbiol. Meiobenthol. V. 3. P. 1–30.
- Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. 2005. Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Amon E.O., Braun A., Chuvashov B.I. 1990. Lower Permian (Artinskian) Radiolaria from the Sim type section, southern Urals // Geol. Palaeontol. № 24. P. 115–137.
- Blome Ch.D., Reed K.M. 1995. Radiolarian biostratigraphy of the Queen River formation, Black Rock Terrane, north-central Nevada – correlation with eastern Klamath Terrane geology // Micropaleontol. V. 41. № 1. P. 49–68.
- Caridroit M., De Wever P. 1986. Some Late Permian radiolarians from pelitic rocks of the Tatsuno formation (Hyogo Prefecture), southwest Japan // Mar. Micropaleontol. V. 11. P. 55–90.
- De Wever P., Caridroit M. 1984. Description de quelques nouveaux Latentifistulidea (radiolaires polycystines) Paleozoïques du Japon // Rev. Micropaleontol. V. 27. № 2. P. 98–106.

- Haeckel E.* 1884. Die Geometrie der Radiolarien // Sitzungsber. Med.-Nat. Gesellsch. Jena. Bd 17. S. 104–108.
- Haeckel E.* 1887. Report on the Radiolaria collected by H.M.S. “Challenger” during the years 1873–1876 // Rep. sci. res. voy. H.M.S. Challenger. Zoology. Edinburgh. V. 18. 1803 p.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* 1985. Evolution of Radiolaria in the Paleozoic and its correlation with the development of other marine fossil groups // Senckenberg. Leth. Bd 66. № 3/5. S. 203–215.
- Nazarov B.B., Ormiston A.R.* 1993. New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // Micropaleontol. Spec. publ. 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 22–60.
- Retallack G.J.* 2005. Permian greenhouse crises. The Nonmarine Permian / Eds S.G. Lucas, K.E. Zeigler. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. № 30. P. 256–269.
- Sosson M., De Wever P., Vrielijnck B.* 1983. Datation et analyse structurale de l’unité ophiolitique du Hot Springs Range (NW du Nevada, Etats Unis): consequences sur l’âge de mise en place de ce domaine océanique sur le craton nord américain // C.R. acad. sci. Paris. V. 298. № 6. P. 235–240.

SYMMETRY IN THE RADIOLARIAN SKELETONS

M.S. Afanasieva, E.O. Amon

The history of Radiolarian evolution from the earliest Cambrian to present days – is a history of the making of very varied and divers geometry of the skeletons, tending to the forms of classical symmetry: spheres and spheroids, cones, cylinders and many other shapes, but with indispensable participation of the elements of mixed-symmetry. Skeletons with mixed-symmetry appeared in the early evolution of radiolarians and dominated during all periods. These figures from the point of view of classical symmetry are the asymmetric, lacking any order. However, they are not formless, but rather harmonious in its structure. The classical symmetry is never realized in the biological and crystalline objects with mathematical accuracy. Living organisms and minerals are compositionally complicated and structurally perfect hierarchically organized systems of real material world. Therefore, the assimilation of radiolarian skeletons to crystalline body with ideal symmetry is incorrect.

Key words: Radiolaria, classical symmetry, mixed-symmetry, types of symmetry, morphology, Phanerozoic.

СИММЕТРИЯ В КОЛОНИЯХ ТЕКАТНЫХ ГИДРОИДОВ (CNIDARIA, HYDROIDOMEDUSA, LEPTOMEDUSAE): ПЕРЕХОД ОТ РАДИАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ К БИЛАТЕРАЛЬНОЙ

© 2013 г. И.А. Косевич

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т
ikosevich@gmail.com

Гидроидные полипы (Cnidaria, Hydrozoa) характеризуются преобладающей радиальной симметрией. На основе модели Беркина (Berking, 2003, 2006), основанной на гипотезах позиционной информации и «само-активации и латерального ингибирования», проанализирован переход от радиальной симметрии первичного модуля колонии текатных гидроидов (подкласс Leptomedusae) к билатеральной симметрии или симметрии скользящего отражения в сложных побеггах. Показано, что упорядочение пространственной организации и изменение симметричной формы является «побочным» эффектом механизмов регуляции формообразования модульных организмов, основанного на циклическом морфогенезе.

Ключевые слова: колониальные гидроиды, циклический морфогенез, радиальная симметрия, позиционная информация, модель.

ВВЕДЕНИЕ

Описание любого организма, а также плана организации, характерного для таксономических групп организмов любого ранга, обязательно включают характеристику симметрии объекта(ов). Без понимания симметрии организма невозможно полноценное его описание и понимание закономерностей его развития и строения (Заренков, 2009). Первоначально считалось, что симметрия конкретного организма или таксономической группы невысокого ранга определяется, в первую очередь, образом его жизни (прикрепленный – подвижный) и симметрией среды обитания (Нуман, 1940; Беклемишев, 1964; Догель, 1981; Хадорн, Венер, 1989). В настоящее время преобладающей можно считать точку зрения, что на ранних стадиях эво-

люции животных симметрия взрослого организма эволюционировала от ассиметричной к радиальной, и далее к билатеральной, и это происходило параллельно с повышением сложности организации животных (Finnerty, 1998; Finnerty, Martindale, 1999; Martindale et al., 2002; Brusca, Brusca, 2003, 2008). Однако молекулярно-филогенетический анализ и данные эволюционной биологии развития свидетельствуют о том, что эволюция плана строения организмов представляют собой гораздо более сложный процесс (Finnerty et al., 2004; Halanych, 2004; Matus et al., 2006; Зоология беспозвоночных, 2008), и нет прямой зависимости между сложностью генетической и морфологической организации (Ball et al., 2004; Kusserow et al., 2005; Technau, 2005). Изменения типов симметрии в течение эволюции животных в основном определялись физическими факторами, структурными ограничениями (самые ранние события в развитии, которые устанавливают основной план строения, определяют набор более поздних событий, отражающихся на организации животного), и естественным отбором, эксплуатирующим широкий круг адаптивных возможностей, предлагаемых разными типами симметрии в условиях разных условий существования или образа жизни (Manuel, 2009).

Определение симметрии унитарных организмов оказывается зачастую затруднительным – план организации часто основан на комбинации нескольких вариантов симметрии, в зависимости от того, какой уровень рассмотрения выбран. Еще сложнее обстоит дело с модульными организмами. Если определение симметрии отдельных модулей этих организмов зачастую не вызывает затруднений, то весь модульный организм зачастую выглядит диссиметричным, либо для описания таких вариантов симметрии необходимо применение понятий симметрии подобия, спиральной симметрии, теории фракталов, или их комбинаций (Заренков, 2009). При этом сходные варианты сложной симметрии наблюдаются у модульных организмов, относящихся к очень далеким в филогенетическом отношении таксонам: колониальные гидроиды, мшанки, высшие растения (Клюге, 1962; Малыгин, 2001; Ягунова, 2005; Пятаева, Косевич, 2008). Эти многочисленные конвергентные сходства в симметрии и плане организации модульных (и унитарных) организмов свидетельствуют о том, что важные изменения симметрии тела организмов не требуют появления новых генетических или регуляторных механизмов развития (Manuel, 2009).

Полипоидная стадия гидроидных (Cnidaria, Hydrozoa) преимущественно представлена модульными формами¹. В колонии гидроидов выделяют две основные части. Гидрориза, представленная преимущественно сетью трубковидных ветвящихся столонов, служит для прикрепления колонии

¹ В данной работе мы будем использовать исторически «привычные» термины «колониальные гидроиды» и «колония» гидроидов, так как до сих пор нет общепринятого и удобного в употреблении термина для обозначения модульного организма в целом.

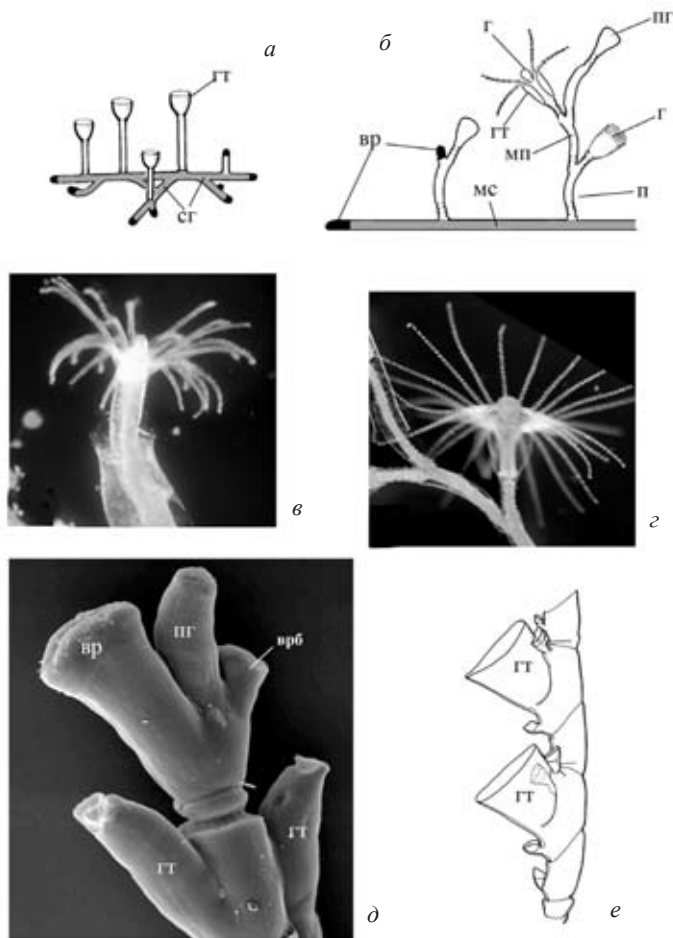


Рис. 1. Схемы организации основных типов колоний текатных гидроидов и примеры симметрии их модулей и побегов: *а* – столонная колония, *б* – побегообразующая колония, *в* – радиально-симметричный гидрант представителя сем. Sertulariidae, *г* – радиально-симметричный гидрант представителя сем. Campanulariidae, *д* – дистальная часть побега *Sertularia albimaris* (сем. Sertulariidae), *е* – участок побега представителя сем. Plumulariidae; вр – верхушка роста, врб – верхушка роста боковой ветви, г – гидрант, гт – гидротека, мп – междоузлие побега, мс – междоузлие столона, п – побег, пг – почка гидранта, ст – столоны гидроризы.

к субстрату и распространения по нему. На противоположной субстрату стороне столон располагаются или отдельные гидранты (питающие зооиды колонии), или побеги, несущие большое число гидрантов (рис. 1*а, б*). Следовательно, колонии гидроидов можно разделить на две группы – столонные (с отдельными гидрантами на столонах), и побегообразующие (Наумов, 1960; Марфенин, 1993; Bouillon et al., 2006). При этом побегообразующие представители текатных гидроидов (подкласс Leptomedusae) в

подавляющем числе случаев имеют побеги пространственно более упорядоченные, характеризующиеся большей регулярностью ветвления и расположения гидрантов на стволе и ветвях, по сравнению с побегообразующими представителями атекатных гидроидов (подкласс Anthomedusae) (Marfenin, Kosevich, 2004; Leclère et al., 2007, 2009; Косевич, 2012).

Основные диагностические признаки текатных гидроидов, относятся к внешнему хитиноидному скелету – перисарку. Формирование новых модулей колонии (междоузлий столонов и побегов, гидрантов – рис. 1б) происходит на концах разветвленного тела колонии на основе функционирования специализированных модулей колонии – верхушек роста. Здесь же выделяется материал нового перисарка, и ему придается видоспецифичная форма, которая в дальнейшем не изменяется (Зарайский и др., 1984; Белосов и др., 1988; Косевич, 1990, 2006; Kosevich, 2005; Косевич, Федосов, 2008; Marfenin et al., 2010). Внешний жесткий скелет служит опорой мягким тканям (ценосарку) гидроидов, и фиксирует взаимное пространственное положение всех модулей колонии.

С точки зрения морфологии мягкие ткани подавляющего большинства модулей колоний текатных гидроидов характеризуются преобладающей радиальной симметрией. Строение гидрантов и ценосарка модулей побегов свидетельствует о наличии главной орально-аборальной оси, через которую можно провести несколько плоскостей симметрии модуля (Беклемишев, 1964; Manuel, 2009) (рис. 1в, з). В междоузлиях столонов гидроризы также имеется одна главная ось, направленная от центра колонии к верхушке роста столона. Иначе обстоит дело при рассмотрении организации побегов в целом, или детальном изучении организации отдельных модулей и скелетных образований вокруг гидрантов у текатных гидроидов (напр., Наумов, 1960; Cornelius, 1979; Schuchert, 1997; Bouillon et al., 2004, 2006). В этих случаях приходится признать или отсутствие преобладающей симметрии (диссимметрия организации побегов у некоторых видов текатных и атекатных гидроидов), или преобладание разных комбинаций билатеральной и трансляционной («симметрия скользящего отражения») симметрий.

Организация отдельных морфогенетических модулей побегов² у текатных гидроидов в подавляющем числе случаев свидетельствует об их билатеральной симметрии. У верхушек роста столонов (морфогенетических модулей столонов) билатеральная симметрия проявляется в явном виде, что отражается в организации этого модуля: верхушка столона имеет явно выраженную «передне-задняя» ось, и прилежащую и отстоящую от субстрата стороны (Marfenin et al., 2010). Соответственно, имеется лишь одна плоскость симметрии. Ценосарк междоузлий столонов между побегами характеризуется продольной физиологической полярностью, но струк-

² Понятие морфогенетического модуля не совпадает с понятием модуля или междоузлия побега, используемого в морфологии или систематике гидроидных (Косевич, 2008).

турно выглядит радиально-симметричным. У междоузлий побегов можно выделить правую и левую, «прилежащую» и «отстоящую» («дорзальную» и «вентральную») стороны модуля (рис. 1*д, е*). Зачастую, билатеральность отсутствует лишь в первичном модуле колонии (первичном междоузлии побега, развивающегося из осевшей личинки), организация которого соответствует радиальной симметрии. Однако с появлением вторичных модулей и ростом колонии билатеральная симметрия модулей побегов становится очевидной и определяющей всю организацию побегов.

Дополнительные затруднения в определении симметрии побегов вносят характер ветвления побегов и вариации в расположении гидрантов в стволе и на ветвях побегов. На основании характера ветвления и взаимного расположения ветвей в побеге выделяют несколько основных типов побегов: перистые, древовидные, спирально-закрученные и с нерегулярным характером ветвления. Если учитывать и характер взаимного расположения гидрантов на стволе и ветвях побегов, то сложно определить единственный вариант формы симметрии, соответствующий данному побегу. В большинстве случаев это комбинация разных симметричных форм, соответствующих побегу в целом и его отдельным частям (стволу и ветвям разного порядка).

В данной работе сделана попытка обосновать предположение о том, что в основе регуляции формирования как отдельных модулей колонии текатных гидроидов, так и пространственной организации их побегов, может лежать единый механизм. Показано, как на основе одного и того же механизма регуляции в результате варьирования определенных параметров развития может происходить закономерное изменение пространственной организации побегов и их симметрии, не связанное с усложнением или изменением плана организации самого организма.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В анализе закономерностей развития и формирования пространственной организации побегов у текатных гидроидов мы будем исходить из высказанного ранее предположения, что в эволюции модульной организации побеги в колонии гидроидов возникли от столониальных форм с гидрантами на ножках (рис. 2) (Marfenin, Kosevich, 2004; Косевич, 2012). Исходным и единственным типом роста побегов у текатных гидроидов следует рассматривать симподиальный тип, который может осуществляться в двух вариантах – веерообразном или серповидном (рис. 2*в, г*). Так называемые «моноподиальные побеги с терминальными зонами роста» (Kuhn, 1914; Наумов, 1960; Марфенин, 1993) с морфогенетической точки зрения характеризуются сильно измененным вариантом симподиального роста (Kosevich, 2007; Косевич, 2007, 2012).

Развитие первичного модуля (междоузлия) побега из осевшей личинки у текатных гидроидов начинается с закладки в центре прикрепительного

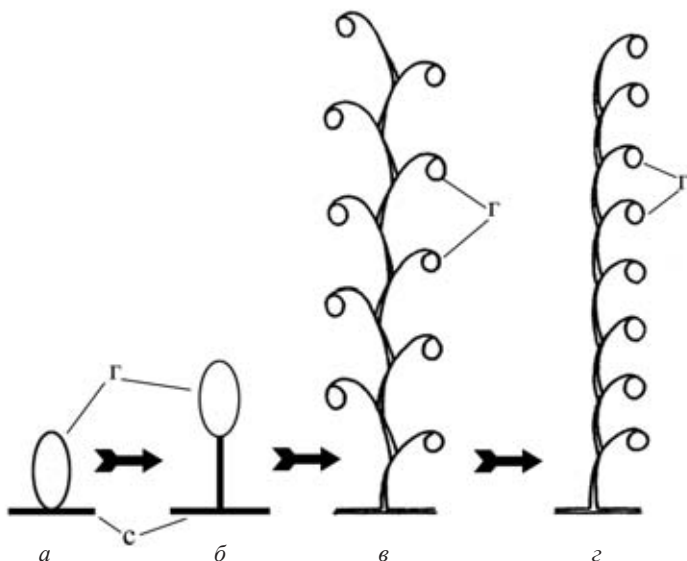


Рис. 2. Происхождение и варианты организации симподиальных побегов текатных гидроидов: *а* – столонная колония с сидячими гидрантами, *б* – столонная колония, гидранты с ножками, *в* – веерообразный симподиальный тип роста побега, *г* – серповидный симподиальный тип роста побега; г – гидранты, с – stolony.

диска верхушки роста побега (рис. 3). Верхушка роста в процессе своего функционирования формирует участок будущего ствола побега (междоузлие ствола в морфологическом понимании) и гидрант (с ножкой или без) (рис. 3e). При этом верхушка роста побега принимает участие в формировании дистального отдела гидранта, и как самостоятельный модуль прекращает свое существование. Дальнейшее нарастание оси побега в длину обеспечивается закладкой в основании ножки гидранта или в основании гидротехи очередной верхушки роста (рис. 3e), которая повторяет морфогенетический цикл формирования междоузлия побега (Марфенин, Косевич, 1984а; Косевич, 1990, 1991b). Таким образом, для текатных гидроидов характерен циклический морфогенез (Марфенин, 1993; Marfenin, Kosevich, 2004).

ГИПОТЕТИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ

В основе предлагаемого механизма лежат две взаимосвязанные гипотезы:

1. Гипотеза позиционной информации: первичная система регуляции пространственной организации определяется относительно устойчивым скалярным свойством тканей, которое было названо позиционным значением (ПЗ) (Wolpert, 1969, 1971, 2011; Wolpert et al., 1974).

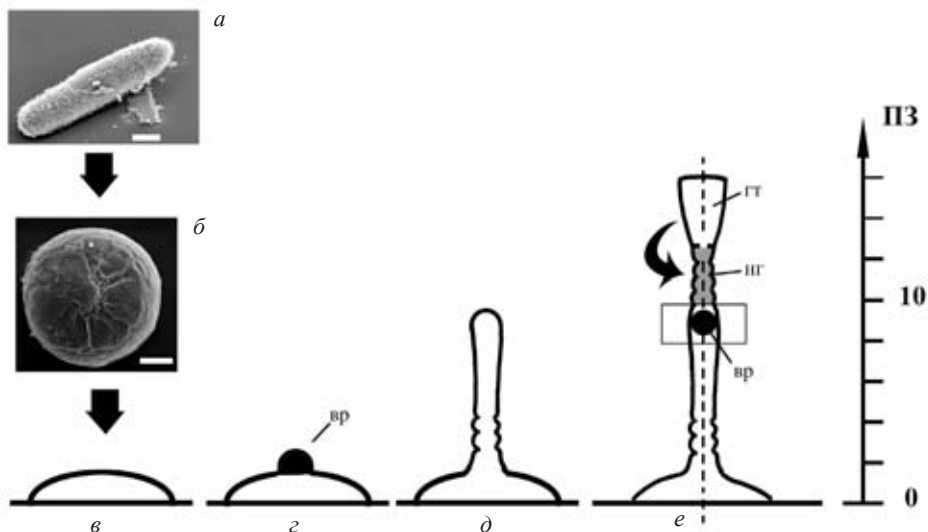


Рис. 3. Схема оседания планулы, формирования первичного междоузлия побега и определение места закладки очередной верхушки роста побегла у *Gonothyraea loveni* (сем. Campanulariidae): *а* – личинка (СЭМ) (из Mayorova, Kosevich, 2013), *б* – осевшая личинка – прикрепительный диск первичного побега, вид сверху (СЭМ), *в* – схема прикрепительного диска, вид сбоку, *з* – закладка верхушки роста первичного междоузлия, *д* – формирование междоузлия, стадия формирования средней гладкой части, *е* – полностью сформированное первичное междоузлие; фигурная стрелка – ингибирующее влияние гидранта, серым цветом выделена область «запрета формирования очередной верхушки роста», прямоугольником выделена область с наибольшей величиной позиционного значения, пунктирная линия – ось радиальной симметрии первичного междоузлия побега; ПЗ – величина позиционного значения, вр – верхушка роста, гт – гидротека, нг – ножка гидранта; масштабная линейка – 50 мкм.

2. Гипотеза само-активации и латерального ингибирования (Gierer, Meinhardt, 1972; Meinhardt, Gierer, 2000).

Обе гипотезы основаны на формировании градиента морфогенов, который и определяет ПЗ, воспринимаемое клетками развивающегося организма, и которое определяет их дальнейшее поведение. Но изначально эти гипотезы предполагали необходимость существования пары морфогенов – активатора и ингибитора – для каждой отдельно структуры в составе развивающегося организма, что создавало определенные трудности. Более приемлемой представляется модификация гипотезы позиционной информации, предложенная Беркиным (Berking, 2003, 2006). Его модель объясняет формирование градиента ПЗ, который служит основой для первичной «разметки» развивающегося организма или структуры. На основе первичной разметки формируются вторичные градиенты и т. д., в основе которых могут лежать те же принципы.

Основной отличительной особенностью модели Беркина является то, что минимальное число морфогенов, способных контролировать ПЗ, равно

трем. Величина позиционного значения **D** определяется количеством вещества **A** (активатор), которое производится в клетках. При накоплении **A** в клетках **D** возрастает. Вещество **A** может выделяться из клеток, при этом позиционное значение снижается. Выделенный активатор стимулирует и его выделение из клеток, и его производство в клетках. Таким образом, есть две петли автокатализа. Далее, выделенный активатор стимулирует выделение двух ингибиторов (гетерокатализ). В выделенной форме один из них (**B**) подавляет выделение активатора из клеток, другой (**C**) – подавляет производство активатора в клетках.

На примере гидры экспериментально было показано, что существует градиент снижения величины **ПЗ** ото рта по направлению к базальному диску. В соответствии с величиной **ПЗ** в конкретном месте происходит активация вторичных систем морфогенов, отвечающих за формирование локальных структур. Предложена математическая модель на основе модели Гирера и Мейнхардта (Gierer, Meinhardt, 1972), позволяющая объяснить как закономерности почкования и регенерации у гидры, так и ветвление у стрекающих (Berking, 2003, 2006; Berking, Herrmann, 2010).

Применительно к анализу регуляции пространственной организации побегов колониальных текатных гидроидов основные положения модели заключаются в следующем:

1. Формообразовательная активность верхушки роста зависит от величины **ПЗ**.
2. Величина **ПЗ** определяется концентрацией активатора, которая возрастает по мере функционирования верхушки роста.
3. Минимальное **ПЗ** соответствует состоянию столона.
4. Максимальное **ПЗ** соответствует гипостому гидранта.
5. Новая верхушка роста *побега* закладывается в месте с максимальным **ПЗ**.
6. Существующий элемент (структура) ингибирует формирование сходной структуры вблизи себя.

Рассмотрим развитие первичного междоузлия побега на примере представителя сем. Campanulariidae (напр., *Gonothyraea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*). У таких видов гидротеки имеют кольчатую ножку. В процессе оседания личинка прикрепляется к субстрату передним концом и расплывается по нему, принимая форму выпуклого диска, покрытого перисарком (рис. 3а-в). В центре выпуклой части закладывается верхушка роста побега. Возможно, определение места закладки верхушки роста связано с бывшим задним концом личинки, однако определение места ее инициации легко объясняется гипотезой само-активации и латерального ингибирования (Gierer, Meinhardt, 1972). В начальный момент можно допустить, что в момент закладки верхушки роста **ПЗ** в данном месте имеет минимальную для верхушки побега величину (2-3 условных единицы),

однако превышает таковое, соответствующее состоянию столона. Поэтому верхушка роста начинает цикл формирования междоузлия побега. По мере ее функционирования величина ПЗ постепенно возрастает, и в соответствии с величиной ПЗ изменяется формообразовательная активность верхушки (рис. 3г-е). Сначала происходит формирование проксимальной кольчатой зоны междоузлия, затем следует участок «гладкого» роста с незначительным увеличением диаметра верхушки, после чего опять наблюдается «кольчатый» рост, отличающийся, однако, от проксимального участка. При достижении определенной «максимальной» величины ПЗ верхушка роста расширяется и формирует зачаток гидранта. Удлинение междоузлия заканчивается и происходит дифференцировка гидранта. Первичное междоузлие побега, сформировавшееся из осевшей личинки, можно в высокой степени достоверности рассматривать как обладающее радиальной симметрией, с единственной орально–аборальной осью.

Максимальное ПЗ соответствует гипостому гидранта. Закладка очередной верхушки роста, которая должна продолжить нарастание оси побега, должна произойти в месте с максимальным ПЗ. Однако существующий гидрант ингибирует инициацию верхушки роста как на своем теле, так и на определенном расстоянии от своего основания (в соответствии с гипотезой само-активации и латерального ингибирования) (рис. 3е). Участок с максимальной величиной ПЗ, где отсутствует ингибирующее влияние гидранта, соответствует границе между средней гладкой частью междоузлия и ножкой гидранта (рис. 3е). На этом уровне первичного междоузлия, в произвольной ориентации и происходит закладка очередной верхушки роста побега. Произвольность закладки верхушки роста связана с радиальной симметрией как внешнего скелета, так и мягких тканей первичного междоузлия.

Новая верхушка роста, сформированная на первичном междоузлии, уже заведомо будет обладать «функциональной» билатеральной симметрией. Изначально ее прилежащая (к гидранту материнского междоузлия) сторона будет иметь ПЗ, несколько выше, чем отстоящая сторона (рис. 4а, б). Поэтому в течение дальнейшего функционирования верхушки даже при условии равномерного (по окружности верхушки роста) нарастания ПЗ с центром активности на апексе, прилежащая сторона верхушки роста будет иметь ПЗ несколько выше, чем отстоящая сторона. Этих незначительных отличий в величине ПЗ достаточно для объяснения отклонения от радиальной симметрии при формировании вторичных междоузлий побегов. В зависимости от величины ПЗ может, например, изменяться расстояние, на котором происходит окончательное затвердевание перисарка, приводящее, соответственно, к увеличению или уменьшению диаметра перисаркальной трубки (рис. 4в) (Kossevitch et al., 2001; Косевич, 2006). Когда же граница затвердевания перисарка смещается относительно апекса верхушки асси-

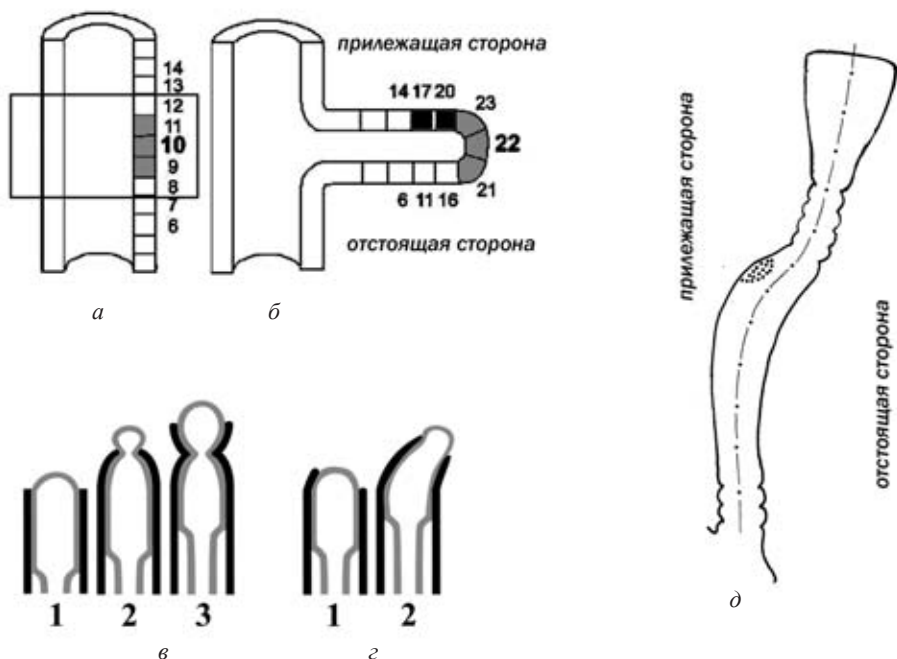


Рис. 4. Возникновение диссимметрии при закладке очередной верхушки роста на первичном междуузлии побега и формирование билатерально-симметричного вторичного междуузлия в побегах с симподиальным ростом: *a-z* – по Berking, 2006; *a* – распределение величин позиционного значения (значения выбраны произвольно) в тканях в области «разрешенной» закладки (выделена прямоугольником) очередной верхушки роста (выделена серым цветом), *б* – по мере роста верхушки позиционное значение постепенно возрастает с одинаковой скоростью в тканях, окружающих верхушку; на прилежащей стороне вблизи верхушки скани имеют позиционное значение выше, чем на отстоящей стороне, что и приводит в дальнейшем к закладке очередной верхушки роста в этой области (выделена черным), *в* – затвердевший перисарк (толстая черная линия) служит опорой для тканей верхушки роста (показаны серым цветом) для поступательного движения. Расстояние от апекса верхушки до границы затвердевания перисарка определяет изменение диаметра перисаркальной трубки (1 – граница находится на определенном постоянном расстоянии – перисаркальная трубка имеет постоянный диаметр; 2 – граница смещается к апексу – диаметр перисаркальной трубки уменьшается; граница отодвигается от апекса – перисаркальная трубка расширяется), *г* – результат асимметричного сдвига границы окончательного затвердевания перисарка относительно апекса верхушки – изгиб перисаркальной трубки и изменение ее диаметра, *д* – форма вторичного билатерально-симметричного междуузлия, точками выделен участок с максимальной кривизной, где происходит закладка очередной верхушки роста.

метрично (относительно продольной оси и в соответствии с достижением определенной величины ПЗ), то формируемая перисаркальная трубка приобретает изгиб при изменении диаметра (рис. 4г) (Berking, 2006).

В результате внешний скелет вторичных междуузлий побегов рассматриваемых колониальных гидроидов приобретает характерную билатерально-симметричную форму. У вторичных междуузлий есть главная

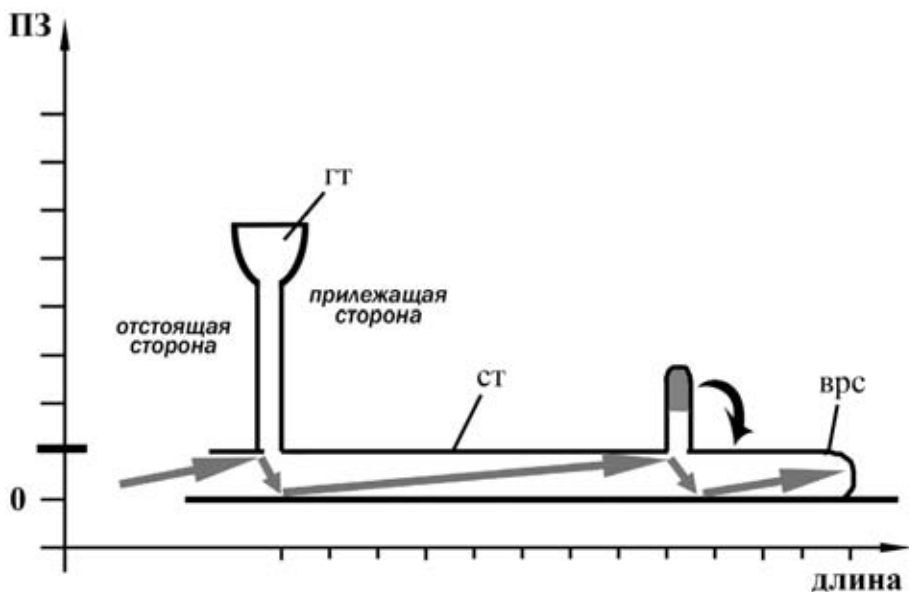


Рис. 5. Схема закладки верхушки роста побега на столоне. По мере роста столонa ПЗ постепенно возрастает в верхушке роста столонa (показано серыми стрелками). При достижении порогового значения (на шкале выделено толстой линией) в проксимальной части верхушки столонa происходит закладка верхушки роста побега (выделена серым цветом). С началом функционирования верхушки роста побега в ней возрастает ПЗ, но одновременно в результате ингибирующего воздействия (показано черной фигурной стрелкой) в верхушке столонa происходит снижение ПЗ до минимального, и цикл развития междоузлия столонa начинается заново. Наличие градиента ПЗ вдоль столонa приводит к появлению прилежащей (к верхушке столонa) и отстоящей сторон верхушки побега (см. рис. 4). врс – верхушка роста столонa, гт – гидротека, с – столон.

орально-аборальная ось и различающиеся прилежащая и отстоящая стороны (рис. 4д). При этом на прилежащей стороне междоузлия в основании ножки гидротеки появляется характерный, ассиметрично расположенный выпуклый участок перисарка (рис. 4д). Эта неоднородность формы перисарка в области, где должна происходить инициация очередной верхушки роста побега, «облегчает» и «фиксирует» место закладки очередной верхушки роста. Взаимодействие мягких тканей с внешним скелетом оказывается неодинаковым по окружности на этом уровне «материнского» междоузлия, что и используется как «сигнал» для выбора места инициации очередной верхушки роста (Kossevitch, 2002; Kosevich, 2005).

При развитии следующего междоузлия все повторяется, но междоузлие оказывается повернутым на 180 градусов вокруг главной оси относительно ориентации материнского междоузлия. Формирование всей оси побега подчиняется правилу веерообразного симподиального роста. Ось побега приобретает билатеральную симметрию, или, строго говоря, симметрию скользящего отражения.

Предложенный механизм регуляции может быть использован для объяснения относительного постоянства расстояний между побегами на столоне (рис. 5) (Марфенин, Косевич, 1984b; Косевич, Марфенин, 1986). Кроме того, уже первое междоузлие побега, развивающегося на столоне, формируется билатерально-симметричным, как и любой вторичное междоузлие. У такого междоузлия можно различить прилежащую (к верхушке столона) и отстоящую (смотрящую к центру колонии, к основанию столона) стороны. Это объясняет ориентацию первого междоузлия побега относительно направления роста столона (рис. 1б) у видов текатных гидроидов с симподиальным вееровидным типом роста побегов и гидрантами с ножками.

Переход от вееровидного симподиального типа роста побегов к серповидному (рис. 2з) требует двух дополнительных «условий». Первое – отсутствие четко выраженной ножки гидротеки (рис. 6). В таком случае по мере формирования междоузлия происходит постепенное увеличение диаметра верхушки роста, обеспечивающее плавный переход между междоузлием и основанием гидротеки. Такое изменение в организации междоузлия чаще всего коррелирует с уменьшением ингибирующего влияния гидранта на инициацию очередной верхушки роста побега. Это означает, что очередная верхушка роста закладывается в основании гидранта.

Среди видов текатных гидроидов с вееровидным симподиальным типом роста побегов можно проследить тенденцию к увеличению диаметра верхушки роста побега по мере формирования междоузлия и по мере роста побега (напр., Ryataeva, Kosevich, 2008a; Пятаева, Косевич, 2008). В эволюционном плане это приводит к формированию побегов с сидячими гидротеками, а также частичному или полному «срастанию» гидротек со стволом побега (рис. 6б-з). Однако в большинстве случаев симподиальный вееровидный тип роста таких побегов остается узнаваемым. Вместе с тем первичное междоузлие побега, развивающегося из осевшей личинки, остается радиально-симметричным (рис. 6д).

Второе «условие» перехода от вееровидного симподиального типа к серповидному – это ограничение увеличения диаметра верхушки побега по мере формирования междоузлия. Выполнение этого «условия» приводит к тому, что диаметр гидротеки значительно превышает диаметр верхушки роста в процессе формирования проксимальной и средней части междоузлия (рис. 7а).

Выполнение обоих перечисленных «условий» обеспечивает переход к серповидному симподиальному росту побега. Первичное междоузлие сохраняет радиально-симметричную форму внешнего скелета. Также как и при вееровидном симподиальном росте, любое вторичное междоузлие оказывается билатерально-симметричным. Однако в данном случае более высокое ПЗ на прилежащей стороне междоузлия означает, что расширение верхушки роста при переходе к формированию гидротеки на прилежащей

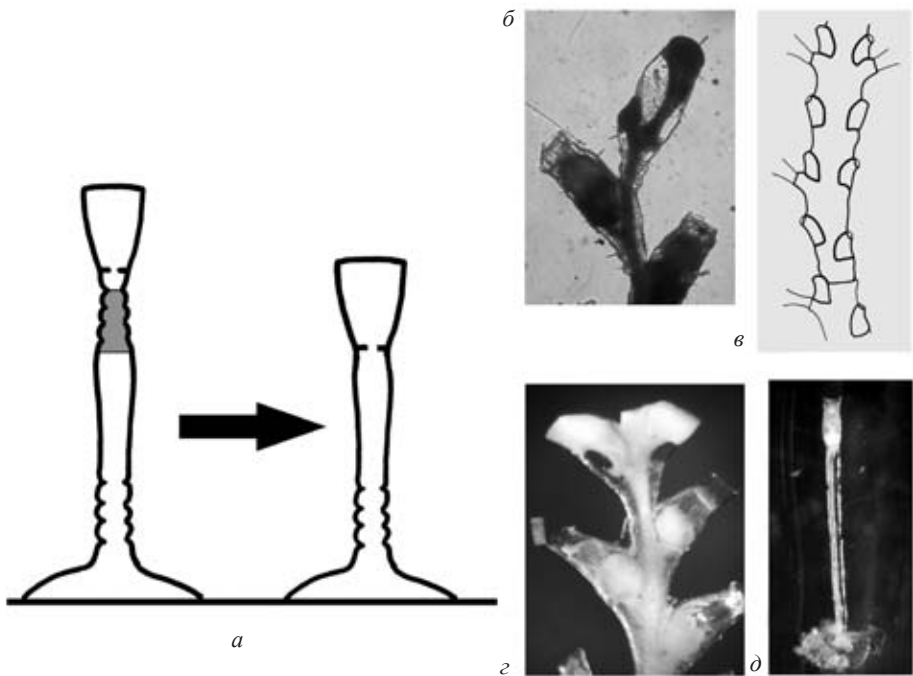


Рис. 6. Изменение организации побегов с симподиальным ростом вследствие исчезновения ножки гидранта: *а* – схема изменения междуузлия побега при исчезновении ножки гидранта (выделена серым цветом); *б-з* – примеры появления «сидячих» (*б* и *з*) и сросшихся со стволом побега гидротек (*в*); *б-з* – терминальная часть побега *Sertularella gigantea* (сем. Sertulariidae), *в* – участок ствола побега *Salacia articulata* (сем. Sertulariidae) (по: Cornelius, 1979), *з* – терминальная часть побега *Abietinaria abietina* (сем. Sertulariidae), *д* – первичной радиально-симметричное междуузлие *Hydrallmania falcata* (сем. Sertulariidae).

стороне начинается раньше, чем на отстоящей (рис. 7*а*, ср. рис. 4*з*). В результате даже «условно радиально-симметричная» гидротека оказывается расположенной диссимметрично относительно главной орально-аборальной оси вторичного междуузлия. При этом место инициации очередной верхушки роста, соответствующее таковому у видов с веерообразным симподиальным ростом, оказывается расположенным на отстоящей стороне междуузлия в основании гидротеки. Именно в этом месте максимальное ПЗ и отсутствие ингибирующего влияния существующего гидранта совпадает с максимальной положительной кривизной перисарка (рис. 7*а*) (Kossevitch, 2002). Как результат – на основе сходного механизма регуляции формообразования мы получаем серповидный вариант симподиального роста побегов, когда все гидротеки на оси побега (ствола или ветви) располагаются на одной стороне (рис. 7*б*, *в*).

Мы рассмотрели формирование основных, базовых вариантов побегов у текатных гидроидов. В действительности, разнообразие вариантов про-



Рис. 7. Изменение организации побегов с симподиальным ростом вследствие исчезновения ножки гидранта и ограничения увеличения диаметра верхушки роста по мере формирования междуузлия до формирования гидротекки: *а* – схема формирования вторичного междуузлия на первичном радиально-симметричном; серым цветом выделена область «запрета на формирование» верхушки роста, прямоугольником – зона закладки очередной верхушки роста побега; *б-в* – примеры побегов с серповидным симподиальным типом роста: *б* – побег *Ophinella parasitica* (сем. Kirchenpaueriidae) (по: Bouillon et al., 2006), *в* – участок ветви *Halopteris alternate* (сем. Halopterididae) (по: Agis et al., 2001); овр – место закладки очередной верхушки роста на вторичном междуузлии побега.

пространственной организации побегов и их симметричных форм в данной группе животных гораздо выше. Это связано с тем, что у многих видов текатных гидроидов со сложно организованными побегами ряд параметров развития (изменение диаметра верхушки роста, расстояние ингибирующего воздействия существующих структур на закладку сходных образований и т. п.) могут изменяться в зависимости от места положения на побеге (верхушка роста ствола, боковой ветви 1-го, 2-го порядка) или в колонии (первичный побег, вторичный побег и т. п.). В результате, пространственная организация и симметричная форма частей побегов (ствол, ветви разного порядка и т. п.) может быть разной. Примеры этому иногда встречаются в описании видов (Наумов, 1960; Bouillon et al., 2004), но подробно изучены лишь для небольшого числа видов гидроидов (Косевич, Марфенин, 1986; Косевич, 1991а, 2003; Kosevich, 2006; Pyataeva, Kosevich, 2008b; Пятаева, Косевич, 2008). Эти вариации могут быть объяснены с позиций одной обсуждаемой модели, с учетом варьирования параметров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе одного и того же базового механизма регуляции формообразования (модель Беркина (Berking, 2003, 2006), основанная на гипотезах «позиционной информации» и «само-активации и латерального ингибирования») возможно объяснение пространственной организации основных вариантов побегов у текатных гидроидов. Важными параметрами развития оказываются диаметр верхушки роста (основного морфогенетического модуля колонии) и время закладки очередной верхушки роста относительно момента завершения формирования материнской структуры (междоузлия) (Косевич, 2012). Если наше предположение верно и регуляция формообразования у колониальных текатных гидроидов осуществляется на основе модели Беркина, то мы получаем ответ на вопрос, почему у животных с преобладающей радиальной симметрией наблюдается переход к билатеральной симметрии или комбинации билатеральной симметрии (модулей) с симметрией скользящего отражения (побег колонии в целом). В основе такого изменения симметричных отношений лежит изначально циклический характер формообразования текатных гидроидов. Связь формообразовательных циклов с симметричными формами в данном случае подтверждается тем, что сходные пространственные отношения модулей обнаруживаются у неродственных организмов, например, у разных групп растений и колониальных гидроидов (Мамкаев, 2004).

На данный момент сложными для понимания и объяснения остаются причины изменения диаметра верхушки роста – не в течение одного морфогенетического цикла, а в онтогенезе некоторых видов гидроидов, и в эволюции этой группы в целом. План организации гидроидных остается очень консервативным, и можно было бы ожидать, что и механизм поддержания размеров (в первую очередь – диаметра двухслойной трубки тела) сохраняется у всех представителей. Вместе с тем, анализ реальных форм показывает, что диаметр трубки тела даже в пределах одного организма может различаться чуть ли не на порядок. Предложена модель, позволяющая объяснить формирование трубчатых структур и поддержание их пропорций, основанная на механизме «латеральной активации взаимно исключаящих клеточных состояний» (Berking, Nettmann, 2010) (основанная, в том числе, и на гипотезе «само-активации и латерального ингибирования»). Эта модель также основана на существовании некоторых сигнальных механизмов или «морфогенов». Одними из кандидатов в морфогенетически важные сигнальные механизмы у стрекающих в последнее время рассматриваются элементы *Wnt*-сигнального пути (*Wnt*, *b-catenin* и *Tcf*) (Hobmayer et al., 2000; Hoffmann, Kroiher, 2001; Guder et al., 2006).

Другой сложный для понимания вопрос – это наличие или отсутствие ножки гидротеки у текатных гидроидов. Наличие ножки гидротеки огра-

ничивает потенциальное разнообразие пространственной организации побегов немногочисленными вариациями, основанными на веерообразном симподиальном типе роста. Функциональные преимущества наличия ножки гидротеки очевидны (определенная гибкость, предотвращающая излом перисаркальной трубки на сильном течении), но не очевидны механизмы и причины «потери» или «приобретения» ножки в эволюционном плане.

Автор выражает благодарность проф. Ш. Беркину и др-ру К. Херману (Зоологический институт Университета г. Кёльна, Германия) за конструктивное обсуждение проблемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зоология беспозвоночных. 2008. Т. 1. От простейших до моллюсков и артропод. М.: КМК. 512 р.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. В 2 т. Т. 1. Проморфология. М: Наука. 432 с.
- Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Казакова Н.И., Баденко Л.А. 1988. Ростовые пульсации у гидроидных полипов. Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований / Ред. М.В. Колтун, С.Д. Степаньянц. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 47–57.
- Догель В.А. 1981. Зоология беспозвоночных: учебник для ун-тов. М.: Высшая школа. 603 с.
- Зарайский А.Г., Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А. 1984. Исследование клеточных механизмов ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 15. С. 163–169.
- Заренков Н.А. 2009. Биосимметрия. М.: Либроком. 320 с.
- Клюге Г.А. 1962. Мшанки северных морей СССР. М.-Л.: изд-во Зоол. ин-та АН СССР. 584 с.
- Косевич И.А. 1990. Развитие междоузлий побегов и столонов гидроидов рода *Obelia* (Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 26–32.
- Косевич И.А. 1991а. Регуляция строения «гигантских» побегов колониального гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Онтогенез. Т. 22. С. 308–315.
- Косевич И.А. 1991б. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 2. С. 44–52.
- Косевич И.А. 2003. Морфология побегов *Diphasia fallax* (Johnston, 1847) (Hydrozoa, Sertulariidae) // Тр. Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцова. Т. 9. С. 69–78.
- Косевич И.А. 2006. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 37. С. 115–129.
- Косевич И.А. 2007. Гетерохронии в эволюции и развитии колониальных гидроидных. Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. Сим-

- позиум с международным участием, 9–11 октября 2007 г. / Ред. Л.В. Белоусов. М.: КМК. С. 91–93.
- Косевич И.А. 2008. Что считать модулем в колонии гидроидных? // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 9. С. 306–07.
- Косевич И.А. 2012. Морфогенетические основы эволюционных усложнений организации побегов текатных гидроидных (Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 213–227.
- Косевич И.А., Марфенин Н.Н. 1986. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766)(Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 44–52.
- Косевич И.А., Федосов А.Э. 2008. Формообразование у колониальных гидроидных: расщепление пульсирующего зачатка // Онтогенез. Т. 39. С. 345–361.
- Малыгин А.Г. 2001. Теория филлотаксиса. I. Геометрическая модель образования спиральных форм очередного филлотаксиса // Онтогенез. Т. 32. С. 393–400.
- Мамкаев Ю.В. Эволюционное значение морфогенетических механизмов // Биол. моря. 2004. Т. 30. С. 415.
- Марфенин Н.Н. 1993. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб: Зоол. ин-т РАН. 152 с.
- Марфенин Н.Н., Косевич И.А. 1984а. Биология гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae): образование колонии, поведение и жизненный цикл гидрантов, размножение // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 16–24.
- Марфенин Н.Н., Косевич И.А. 1984б. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 2. С. 37–46.
- Наумов Д.В. 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.
- Пятаева С.В., Косевич И.А. 2008. Особенности морфологии и анатомии колониального гидроидного *Sertularia mirabilis* (Sertulariidae) // Зоол. журн. Т. 87. С. 1–17.
- Хадорн Э., Венер Р. 1989. Общая зоология. М.: Мир. 528 с.
- Ягунова Е.Б. 2005. Астрогенез *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780) (Bryozoa: Cheilostomata): норма и аномалии. Зоология беспозвоночных. Т. 2. С. 203–216.
- Agis J.A., Ramil F., Vervoort W. 2001. Atlantic Leptolida (Hydrozoa, Cnidaria) of the families Aglaopheniidae, Halopterididae, Kirchenpaueriidae and Plumulariidae collected during the CANCAP and Mauritania-II expeditions of the National museum of natural history, Leiden, the Netherlands // Zool. verhand. V. 333. P. 1–268.
- Ball E.E., Hayward D.C., Saint R., Miller D.J. 2004. A simple plan – Cnidarians and the origins of developmental mechanisms // Nat. rev. V. 5. P. 537–577.
- Berking S. 2003. A model for budding in hydra: pattern formation in concentric rings // J. theor. biol. V. 222. P. 37–52.
- Berking S. 2006. Principles of branch formation and branch patterning in Hydrozoa // Int. j. dev. biol. V. 50. P. 123–134.

- Berking S., Herrmann K.* 2010. A model for tube formation and branching in Cnidaria // *Centr. europ. j. biol.* V. 5. P. 710–723.
- Bouillon J., Gravili C., Pages F.* et al. 2006. An introduction to Hydrozoa. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle. 591 p.
- Bouillon J., Medel M.D., Pages F.* et al. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa // *Scientia Marina.* V. 68 P. 5–449.
- Brusca R.C., Brusca G.J.* 2003. Invertebrates. Sunderland: Sinauer. 936 p.
- Cornelius P.F.S.* 1979. A revision of the species of Sertulariidae (Coelenterata: Hydroida) recorded from Britain and nearby seas // *Bul. Brit. mus. nat. hist. Zool. ser.* V. 34. P. 243–321.
- Finnerty J.R.* 1998. Homeoboxes in sea anemones and other nonbilaterian animals: implications for the evolution of the Hox cluster and the zootype // *Curr. top. dev. biol.* V. 40. P. 211–254.
- Finnerty J.R., Martindale M.Q.* 1999. Ancient origins of axial patterning genes: Hox genes and ParaHox genes in the Cnidaria // *Evol. dev.* V. 1. P. 16–23.
- Finnerty J.R., Pang K., Burton P.* et al. 2004. Origins of bilateral symmetry: Hox and dpp expression in a sea anemone // *Science.* V. 304. P. 1335–1337.
- Gierer A., Meinhardt H.* 1972. A theory of biological pattern formation // *Kybernetik.* V. 12. P. 30–39.
- Guder C., Philipp I., Lengfeld T.* et al. 2006. The Wnt code: cnidarians signal the way // *Oncogene.* V. 25. P. 7450–7460.
- Halanych K.M.* 2004. The new view of animal phylogeny // *Ann. rev. ecol., evol., and syst.* V. 35. P. 229–256.
- Hobmayer B., Rentzsch F., Kuhn K.* et al. 2000. WNT signalling molecules act in axis formation in the diploblastic metazoan Hydra // *Nature.* V. 407. P. 186–189.
- Hoffmann U., Kroihner M.* 2001. A possible role for the cnidarian homologue of serum response factor in decision making by undifferentiated cells // *Dev. biol.* V. 236. P. 304–315.
- Hyman L.H.* 1940. The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. N.-Y., London: McGraw-Hill book comp. 26 p.
- Kosevich I.A.* 2005. Branching in colonial hydroids. *Branching Morphogenesis* / Ed. J. Davis. N.-Y.: Eureka.com Springer Science + Business Media. P. 91–112.
- Kosevich I.A.* 2006. Changes in the patterning of a hydroid colony // *Zoology.* V. 109. P. 244–259.
- Kosevich I.A.* 2007. Parametric system of thecate hydroids. Intern. workshop “Hydra and the development of animal form”. 17–20 September 2007 / Evangel. akad. tutz., Germany. P. 84.
- Kossevitch I.A.* 2002. Role of the skeleton in determination of the branching points in hydroid colonies // *Журн. общ. биол.* Т. 63. С. 40–49.
- Kossevitch I.A., Herrmann K., Berking S.* 2001. Shaping of colony elements in *Laomedea flexuosa* Hinks (Hydrozoa, Thecophora) includes a temporal and spatial control of skeleton hardening // *Biol. bull.* V. 201. P. 417–423.

- Kuhn A. 1914. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Teil: Die Hydroiden. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie / Ed. J.W. Spengel. Jena: Verlag von Gustav Fischer. P. 1–284.
- Kusserow A., Pang K., Sturm C. et al. 2005. Unexpected complexity of the Wnt gene family in a sea anemone // *Nature*. V. 433. P. 156–160.
- Leclère L., Schuchert P., Cruaud C. et al. 2009. Molecular phylogenetics of Thecata (Hydrozoa, Cnidaria) reveals long-term maintenance of life history traits despite high frequency of recent character changes // *Syst. biol.* V. 58. P. 509–526.
- Leclère L., Schuchert P., Manuel M. 2007. Phylogeny of the Plumularioidea (Hydrozoa, Leptothecata): evolution of colonial organisation and life cycle // *Zool. scr.* V. 36. P. 371–394.
- Manuel M.I. 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans // *Comp. rend. biol.* V. 332. P. 184–209.
- Marfenin N., Kosevich I. 2004. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern // *Hydrobiologia*. V. 530–531. P. 319–327.
- Marfenin N.N., Kosevich I.A., Kraus J.A. 2010. Growth tips as specific organs in colonial hydroids. 7 Intern. Workshop Hydrozoan soc., 10–18 September 2010. Porto Cesareo, Lecce (Italy). Abstr. P. 54.
- Martindale M.Q., Finnerty J.R., Henry J.Q. 2002. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan // *Mol. phylogenet. evol.* V. 24. P. 358–365.
- Matus D.Q., Pang K., Marlow H. et al. 2006. Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development // *Proc. nat. acad. sci.* V. 103. P. 11195–11200.
- Mayorova T., Kosevich I. 2013. FMRF-amide immunoreactivity pattern in the planula and colony of the hydroid *Gonothyrea loveni* // *Zoology*. V. 116. P. 9–19.
- Meinhardt H., Gierer A. 2000. Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition // *BioEssays*. V. 22. P. 753–760.
- Pyataeva S.V., Kosevich I.A. 2008a. The morphological and anatomical characteristics of the colonial hydroid *Sertularia mirabilis* (Sertulariidae) // *Zool. zhurn.* V. 87. P. 1–17.
- Pyataeva S.V., Kosevich I.A. 2008b. Soft tissue organization in some sertulariid colonial hydroids (Hydrozoa: Sertulariidae) // *J. mar. biol. ass. Un. Kingdom*. V. 88. P. 1703–1713.
- Schuchert P. 1997. Review of the family Haplopterididae (Hydrozoa, Cnidaria) // *Zool. verhand.* V. 309. P. 1–162.
- Technau U. 2005. Maintenance of ancestral complexity and non-metazoan genes in two basal cnidarians // *Trends Genet.* V. 21. P. 633–639.
- Wolpert L. 1969. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation // *J. theor. biol.* V. 25. P. 1–47.
- Wolpert L. 1971. Positional information and pattern formation // *Curr. top. dev. biol.* V. 6. P. 183–224.

Wolpert L. 2011. Positional information and patterning revisited // *J. theoret. biol.* V. 269. P. 359–365.

Wolpert L., Hornbruch A., Clarke M.R.B. 1974. Positional information and positional signaling in *Hydra* // *Amer. zool.* V. 14. P. 647–663.

**A SYMMETRY IN THE THECAPHORE HYDROZOA COLONIES
(CNIDARIA, HYDROIDOMEDUSA, LEPTOMEDUSAE):
TRANSITION FROM RADIAL TO BILATERAL SYMMETRY**

I.A. Kosevich

Hydroid polyps (Cnidaria, Hydrozoa) are characterized with the dominated radial symmetry. With the help of Berking's model (Berking 2003, 2006), which is based on the position information and “self-activation and lateral inhibition” hypothesis, we analyzed the transition from radial symmetry of the primary module to a bilateral symmetry or glide symmetry of complex shoots among thecaphore hydroids (subclass Leptomedusae). We showed that regulating of three-dimensional structure and alteration of symmetry type are side effects of mechanisms of the modular organisms development's regulation, which are based on cyclic morphogenesis.

Keywords: colonial hydrozoa, cyclic morphogenesis, radial symmetry, position information, model.

ДВУСТОРОННЯЯ СИММЕТРИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ У РУГОЗ (CNIDARIA; ПАЛЕОЗОЙ)

© 2013 С.В. Рожнов

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

Широкое распространение бокового прикрепления у одиночных ругоз указывает на оседание и прикрепление их личинок брюшной стороной. Плоскость симметрии кораллита ругоз, обозначенная главной и противоположной септами, совпадает с плоскостью симметрии личинки, на что указывает расположение главной септы и рубца прикрепления на одной стороне кораллита. Это с большой вероятностью свидетельствует о присутствии у личинки ругоз парных мезентериев, по крайней мере, на брюшной стороне. Бесскелетные предки ругоз, непосредственные или удаленные, имели планулообразный облик и брюшную, а, возможно, и спинную пару мезентериев. Они вели бентосный образ жизни, ползая на брюшной стороне, и питались донной полуразложившейся органикой. Изучение регенерации у ругоз показало, что на скелете могли быть отражены все три регенерационных пути (эпиморфоз, морфаллаксис и компенсационная регенерация). Морфаллаксис проявлялся в виде небольших почек на погибшем материнском кораллите. Изучение развития этих почек показало, что формирование септ у них организовывалось под влиянием рельефа поверхности материнского кораллита, на котором находился зачаток. Мезентерии на ранних стадиях развития почек, видимо, отсутствовали.

Ключевые слова: ругозы, карбон, регенерация, морфаллаксис, мезентерии, онтогенез, планула, сравнительная морфология.

ВВЕДЕНИЕ

Ругозы являются морфологически хорошо очерченной группой палеозойских кораллов, для которой характерны кальцитовый скелет, построенный септами обычно двух порядков, расположенных билатерально и в онтогенезе появляющихся в четырех секторах, горизонтальные дни-

ща в центральной части кораллита и диссепименты в периферической части, эпитека, покрывающая боковую поверхность кораллита (Scrutton, 1997). Обычно их рассматривают в ранге отряда среди других девяти отрядов в подклассе *Zoantharia* класса *Anthozoa* типа *Cnidaria* (Scrutton, 1997). Название ругозы для них было введено Г. Эдвардсом и Д. Хеймом (Edwards, Haime, 1850) из-за сильно морщинистой эпитеки. Нередко их называют четырехлучевыми кораллами из-за заложения септ в четырех секторах, или птерокораллами из-за получающегося при таком заложении септ их перистом рисунке на поперечном срезе кораллита. Среди отряда ругоз выделяются 17 групп подотрядного ранга, филогенетические отношения между которыми недостаточно ясны (Scrutton, 1997). Это связано, с одной стороны, с отсутствием переходных форм между ними, а с другой стороны, с отрывочной изученностью морфологии их скелета на ранних стадиях его развития. Достаточно темной остается происхождение ругоз в целом и их связь со сменившими их в мезокайнозойских сообществах шестилучевыми кораллами (склерактиниями). Последние достаточно сходны с ругозами по общему облику, но имеют и ряд существенных отличий, заставляющих сомневаться в правильности предположения о ругозах как предках склерактиний (обзор см. Келлер, 2012; Budd et al., 2010; Stolarski et al., 2011). Среди этих отличий фигурируют особенности заложения септ, кальцитовый скелет у ругоз в противоположность арагонитовому у склерактиний, герматипность мелководных склерактиний и агерматипность всех ругоз. Сопоставление морфологии скелета ругоз и деталей его онтогенетического развития с морфологией скелета, мягких тканей и личиночным развитием склерактиний дает новые возможности для реконструкции филогенетической связи этих двух групп, хотя и ставит при этом новые проблемы. Среди этих проблем не только возможность перестройки заложения четырехлучевого перистого заложения септ у ругоз в циклическое шестилучевое их заложение у склерактиний, но и причина широкого распространения бокового прикрепления у одиночных ругоз и вопрос наличия у ругоз мезентериев. Если первому вопросу посвящена большая литература (обзор см. Oliver, 1980, 1996; Ильина, 1984; Келлер, 2012; Кузьмичева, 2002; Scrutton, 1997), то последние две проблемы лежат несколько в стороне от основных направлений изучения этих двух групп. Они преимущественно и рассматриваются в данной статье. Несмотря на недостаточную определенность филогенетических отношений ругоз и склерактиний, морфология и онтогенез современных представителей склерактиний дают богатый сравнительный материал для реконструкции мягкого тела и особенностей индивидуального развития ругоз.

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНКИ У СОВРЕМЕННЫХ СКЛЕРАКТИНИЙ И НАЧАЛО ЗАЛОЖЕНИЯ У НИХ СЕПТ

Для современных шестилучевых кораллов характерна свободно-плавающая личинка, называемая планулой (обзор см. Fadlallah, 1983). Морфологический уровень организации планулы варьирует в широких пределах (Heltzel, Vabcock, 2002). Он может соответствовать только что прошедшей гастрюляции, может отвечать начальным стадиям формирования полипа, уже имея рот, стомодеум и полный набор первичных мезентериев. Возможны разнообразные промежуточные между этими двумя крайними стадиями развития планулы. Форма планулы может значительно варьировать, но в целом она вытянута вдоль орально-аборальной оси. Аборальный конец планулы наиболее широкий и является передним при движении личинки. Размеры планулы обычно довольно большие – 1-2 мм при отделении от родительского полипа. Но нередко они значительно меньше. Многие планулы могут питаться, захватывая пищевые частицы с помощью мукусовой сети или с помощью ресничек, перемещающих током воды частицы с аборального полюса к оральному, где они попадают в рот. Но для многих планул нет необходимости в специальном улавливании пищи, так как они для питания используют желток, а оседают через 1-2 дня после начала самостоятельной от родительского полипа жизни. Большинство планул свободно плавают в толще воды, хотя некоторое короткое время в начале самостоятельной жизни ползают по субстрату. Некоторые планулы являются строго бентосными и могут только ползать по субстрату. Обычно планулы претерпевают начало метаморфоза в полип еще перед осадением на субстрат. Несмотря на то, что многие кораллы способны жить на мягком грунте, для прикрепления планулы необходим хотя бы маленький твердый объект на дне для сцепления со скелетным материалом. Прикрепление происходит аборальным полюсом, где формируется маленькая прикрепительная подошва, над которой образуется конусовидный эпитекальный скелет с арагонитовыми септами внутри (Wells, 1956). Эти септы формируются в складках мягкой стенки полипа, разделяющую его полость тела на сектора. Кальцитовые септы склерактиний и соответствующие им складки внутри полости полипа возникают по модели, которую им организуют появившиеся ранее, еще у планулы, первичные пары мезентериев.

Мезентерии полипа склерактиний представляют собой продольные перегородки гастральной полости полипа, сложенные складкой энтодермы со слоем мезоглеи внутри, и делящие полость на гастральные карманы (рис. 1). Они образуют пары, образующие несколько порядков, в первом из которых шесть пар, а в последующих число, кратное шести (Wells, 1956). Среди шести пар мезентериев первого порядка выделяется пара так называемых направляющих мезентериев, которые вместе с щелевидным ртом

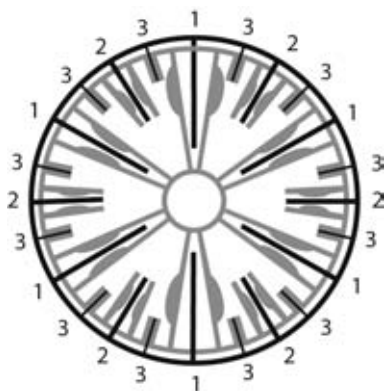


Рис. 1. Энтосепты и экзосепты у склерактиний (черные) и их расположение относительно пар мезентериев (серые) с мускульными валиками на одной из сторон (по Wells, Hill, 1956). Цифрами показан порядок появления септ.

и сифоноглифами, представляющими собой ресничные бороздки в углах глотки, маркируют плоскость двусторонней симметрии. Мезентерии несут на одной из своих сторон продольные мускулы-ретракторы в виде валиков, протягивающихся вдоль одной из сторон каждого мезентерия. У направляющих пар мезентериев эти валики расположены снаружи гастрального кармана и направлены в разные стороны. У остальных они расположены внутри и направлены друг к другу (Wells, 1956). Такое расположение продольных мускульных валиков еще сильнее подчеркивает двустороннюю симметрию полипа и отражается на расположении щупалец, так как полость щупалец представляет собой продолжение полости гастральных карманов. Из-

вестковые септы первого порядка и соответствующие им складки стенки тела полипа появляются между мезентериями (рис. 1). Септы первого порядка появляются внутри гастрального кармана каждой пары мезентериев первого порядка. Поэтому они называются энтосептами. Среди энтосепт выделяются главная и противоположная септы, формирующиеся в соответствующих гастральных карманах направляющих мезентериев. Они соответствуют брюшной и спинной стороне планулы, где, соответственно, формируются направляющие мезентерии.

ОСОБЕННОСТИ ЗАЛОЖЕНИЯ СЕПТ У РУГОЗ

Заложение септ изучено у многих ругоз, хотя самые ранние стадии, отражающие последовательность заложения протосепт далеко не всегда удается реконструировать (обзор см. Oliver, 1980, 1996; Hill, 1981; Scrutton, 1997). Несмотря на разнообразие септального аппарата у ругоз, модель формирования септ в основном сводится к классической схеме (рис. 2). После прикрепления планулы сначала развивается маленький, обычно меньше 1 мм, асептальный кубок. Затем появляются две большие септы – главная (cardinal – С), на стороне кубка с рубцом прикрепления, и противоположная (counter – К) на противоположной стороне кубка. Вскоре эти две септы могут соединяться своими внутренними краями, образуя единую осевую септу (axial septum). Осевая септа маркирует плоскость симметрии кораллита. Вскоре близ периферической части главной части появляется симметрично расположенная следующая пара больших септ, которые называют

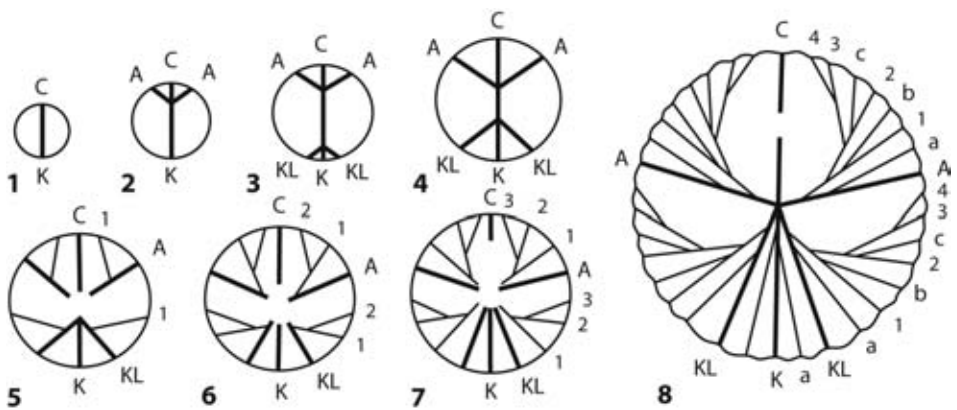


Рис. 2. Последовательные стадии (1-8) появления септ у ругоз (по Oliver, 1980). Протосепты показаны утолщенными линиями: С – главная, К – противоположная, А – алярная, KL – соседняя с противоположной; метасепты обозначены цифрами 1, 2, 3 в порядке их заложения; малые септы обозначены буквами а, b, с в порядке их заложения.

боковыми, или алярными (alar septa – А). Одной стороной они упираются в стенку кораллита, а другой примыкают к осевой септе. Одновременно, или чуть позже закладывается пара септ со стороны противоположной септы. Их называют соседние с противоположной (counter-lateral – KL). Эти первые шесть септ называют протосептами. Нередко они могут появляться практически одновременно. Иногда после их образования наступает небольшая пауза в появлении новых септ, после которой появляются следующие крупные септы, которые принято называть метасепты. Метасепты появляются только в четырех местах: два в межсептальном промежутке рядом с главной септой и два между боковыми и соседними с противоположной. Этой же закономерности подчиняется и появление малых септ. Таким образом, вырисовывается модель перистогы появления и двустороннего расположения септ с плоскостью симметрии, в которой лежат главная и противоположная септа, а также рубец прикрепления. Таким образом, заложение септ у ругоз значительно отличается своей перистостью от склерактиниевой модели. Поэтому возникает вопрос о наличии у ругоз мезентериев.

БЫЛИ ЛИ МЕЗЕНТЕРИИ У РУГОЗ?

Рассмотренные выше особенности морфологического соотношения мягкого тела и скелета полипа можно перенести на ругоз, реконструируя расположение у них мезентериев по особенностям расположения септ. Скратон (Scruton, 1997) вслед за Сорауфом (Sorauf, 1993) полагает, что, по крайней мере, главные септы у ругоз являются энтосептами, то есть фор-

мировались в гастральном кармане между парными мезентериями. Они не согласны с предположением Биренхайда (Birenhide, 1965) об отсутствии у ругоз мезентериев. Его предположение было основано на утверждении, что метасепты у ругоз возникают расщеплением септ, появившихся ранее, и что этот процесс сходен с образованием экзосепт у склерактиний. Действительно, экзосепты появляются у склерактиний между мезентериальными парами как септальный цикл, предшествующий следующему циклу развития парных мезентериев. Когда этот следующий цикл парных мезентериев появляется, экзосепты расщепляются, приспособляясь к новым парам мезентериев и сопровождающим их энтосептам. Этот процесс известен как септальная субституция (Wells, 1956). Очевидно, процесс септального расщепления у склерактиний тоже связан с развитием мезентериев и поэтому не может служить доказательством отсутствия мезентериев у ругоз (Scruton, 1997), как предположил Биренхайд (Birenhide, 1965). Тем не менее, и этот вывод повисает в воздухе, так как, с одной стороны, настоящий процесс расщепления септ у ругоз довольно редок и модель расположения септ не соответствует модели, которая бы вытекала из существования у них септальной субституции. С другой стороны, заложение новых септ происходило на периферическом выступе впячивания выделяющего скелет слоя, ассоциированного с развившейся непосредственно перед этим серией септ (Scruton, 1997), и это может свидетельствовать об организующем влиянии септ на возникновение септ последующего порядка. Поэтому для решения проблемы филогенетических отношений ругоз с другими группами кораллов необходимо определить возможную первичную последовательность включения морфогенетических процессов, определяющих заложение мезентериев и септ, и ответить на вопрос о причинах заложения мезентериев еще у свободноплавающей личинки склерактиний: является ли это результатом смещения их закладки на более раннюю онтогенетическую стадию или, наоборот, отражение морфологии предкового плавающего или ползающего состояния? В рамках эволюционной морфологии эта проблема соотношения септ и мезентериев у ругоз и склерактиний приобретает более общее звучание: какое разделение гастральной полости на карманы первично – мезентериальное или септальное.

В первую очередь о наличии или отсутствии мезентериев могут свидетельствовать особенности заложения септ. Но, как мы показали выше, выводы различных авторов о наличии мезентериев, сделанные по этому критерию, неоднозначны. Поэтому следует рассмотреть и другие особенности, которые могут пролить свет на эту проблему. Прежде всего, это так называемое боковое прикрепление, характерное для одиночных ругоз, и особенности регенерации у этой группы.

ОСОБЕННОСТИ ОСЕДАНИЯ И ПРИКРЕПЛЕНИЯ ЛИЧИНКИ РУГОЗ: ПОПЫТКА РЕКОНСТРУКЦИИ

Н.Н. Яковлев (1904, 1910, 1914, 1937, 1945, 1946), изучая девонские и каменноугольные кораллы, еще в начале прошлого века обратил внимание на особенности прикрепления одиночных ругоз: большинство из них прирастало к какому-нибудь твердому объекту боковой поверхностью кораллита, а не его кончиком, как у большинства склерактиний. Кроме того, по его наблюдениям, главная и противоположная септы всегда расположены в плоскости изогнутости роговидного коралла. При этом главная септа находится на выпуклой стороне, где и рубец прирастания, а противоположная септа в той же плоскости на вогнутой стороне (рис. 3, 4). Яковлев неоднократно писал об этой особенности ругоз, и это верное наблюдение, хотя и не было интерпретировано им с точки зрения онтогенеза кораллита и развития планулы, подтверждается на многих ругозах разного геологического возраста (Scruton, 1998). Р. Элиас (Elias, 1984, 1982a, b) показал, что осаждение планулы горизонтально главной септой вниз характерно для позднеордовикских роговидных кораллов. Нейман (Neuman, 1988) показал это для силурийских ругоз. Т.Г. Ильина (1984) указала на расположение главной септы внизу на выпуклой стороне для многих пермских одиночных ругоз.

Совпадение плоскости симметрии внешней формы кораллита и главной септы не может быть случайностью, и должно было определяться в момент оседания на дно планулы. Используя данные Неймана (Neuman, 1988) о прикреплении силурийского одиночного коралла *Phaulactis angelini* (Wedekind) из силура Готланда можно уточнить это положение: не изгиб кораллита определяет расположение главной септы, а именно рубец прикрепления. Он показал, что личинка этого вида ругоз могла прикрепляться к любой поверхности, горизонтальной, вертикальной или наклонной (Neuman, 1988). В зависимости от этого, сторона кораллита с главной септой могла быть выпуклой, вогнутой или скошенной. Но рубец прикрепления всегда был на одной стороне с главной септой. Такой вывод подтверждается на просмотренной обширной коллекции *Bothrophyllum conicum* (Trd.) из Подмосковского верхнего карбона (рис. 3, 4). Из этих наблюдений мы можем сделать вывод, что планула ругоз с боковым прикреплением оседала и прикреплялась к грунту не аборальным полюсом, а одной из сторон, протягивающейся от аборального до орального полюсов. Именно на этой стороне осевшей личинки закладывалась главная септа. Эту сторону личинки ругоз, которой она прикреплялась, можно назвать брюшной. Сравнение с развитием и оседанием личинки склерактиний показывает, что заложению известковой септы у ругоз с большой вероятностью могло предшествовать появление направляющей пары мезентериев еще у свободноплавающей личинки.

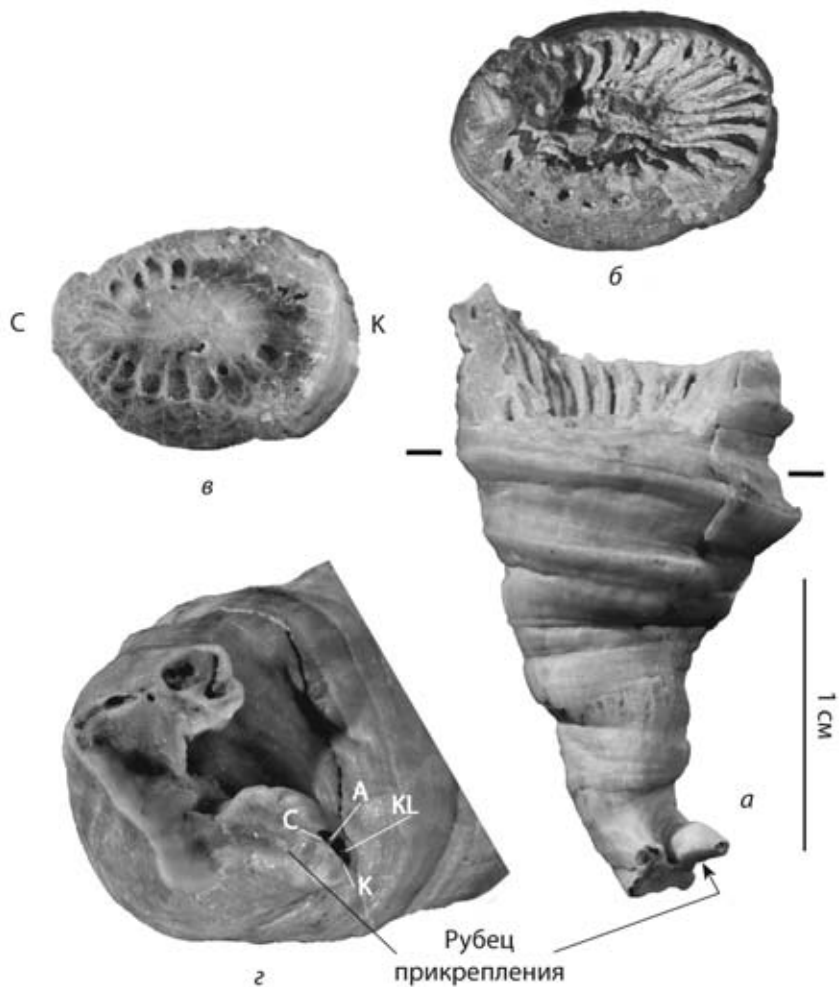


Рис. 3. Соотношение плоскости симметрии, главной и противоположной септы и рубца прикрепления у *Bothrophyllum conicum*. Экз. ПИН, № 3335/5: *а* – кораллит сбоку, *б* – сверху, *в* – шлифовка на отмеченном уровне, *г* – вид снизу на рубец прикрепления и начальную стадию развития кораллита со слегка поврежденным кончиком. Верхний карбон, касимовский ярус. Подмосковский бассейн, отвалы карьера у ст. Шиферная. Обозначения как на рис. 2.

Но чем еще могла морфологически маркироваться брюшная сторона планулы ругоз? Дорсовентральная плоскость, определялась, как и у современных склерактиний, видимо, щелевидным ртом, на обоих концах которого, или только на одном, могли развиваться зачатки сифонogliфов, которые организовывали ток воды в гастральную полость и из нее. Дорсальная и вентральная стороны могли быть внешне морфологически неразличимы, если планулы были планктонные и вертелись вокруг своей оси при движении аборальным полюсом вперед. Но оседание и прикрепление планулы

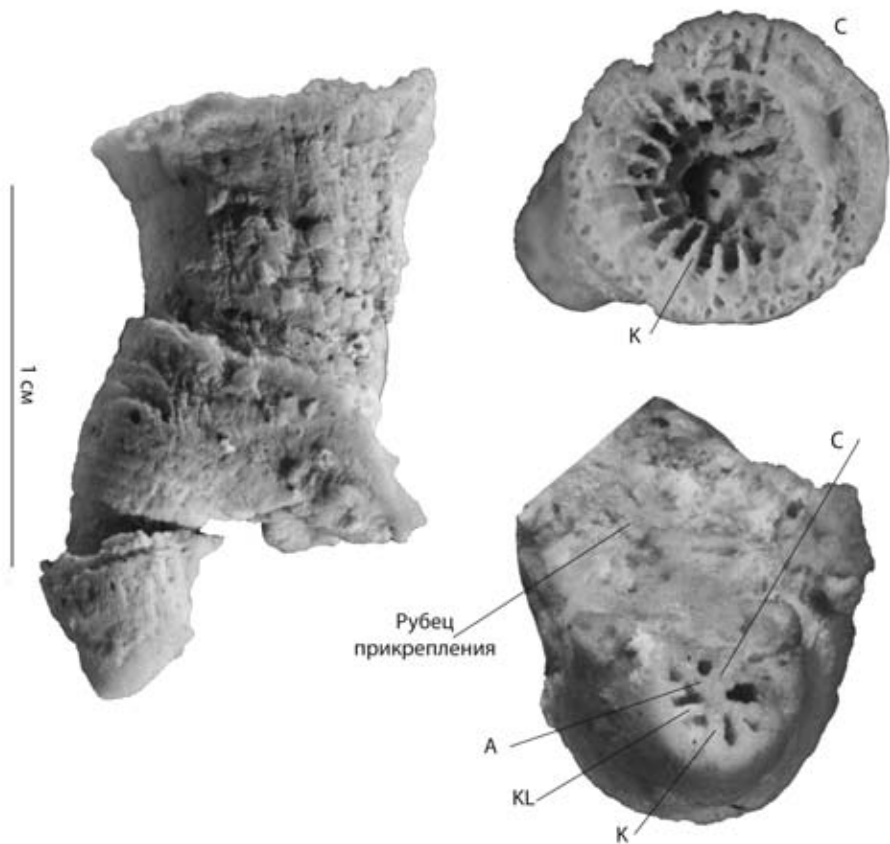


Рис. 4. Явление омоложения у *Bothrophyllum conicum*. Полип уменьшался в размерах и начинал снова расти три раза. Кораллит изгибался каждый раз в новую сторону. Главная септа при этом оставалась на той же стороне, что и начальный рубец прикрепления. Экз. ПИН, № 3335/6. Средний карбон, мячковский ярус. Подмосковный бассейн, Домодедово, заброшенный карьер. Обозначения как на рис. 2.

ругоз брюшной стороной, а не точечным аборальным концом, как у склерактиний, может свидетельствовать о ее преимущественно бентосном образе жизни и ползании по дну на брюшной стороне, выраженной морфологически. В этом случае еще у свободноподвижной личинки ругоз могла существовать по крайней мере брюшная пара мезентериев, регулирующие ток пищевых частиц в гастральной полости.

Это, в свою очередь, вызывает предположение, что бесскелетные предки ругоз были планулообразными бентосными животными, ползающими или лежащими на дне и уже имевшими направляющую брюшную, а возможно и спинную, пару мезентериев. Вероятно, они собирали с помощью слизи полуразложенную органику в «бульоне» насыщенного этой органикой придонного слоя воды, столь важного для существования кембрийской бентосной фауны (Rozhnov, 2009). Слизь с налипшими пищевыми частица-

ми переправлялась с помощью ресничек через сифоноглифы или сходные предковые структуры в гастральную полость, как у некоторых планул современных склерактиний. Можно предположить, что у таких бесскелетных предков могли возникать примитивные брюшная и спинная мезентериальные пары для регуляции потока пищи в гастральной полости. При переходе к прикрепленному образу жизни и последующем возникновении септального скелета с этими мезентериями должно было согласовываться место появления главных септ. Именно наличием мезентериев, появившихся еще у бесскелетных предков ругоз (непосредственных или далеких, дотабулятных), можно объяснить совпадение плоскости симметрии внешней формы кораллита и расположение в этой плоскости начальных стадий развития рубца прикрепления и главной септы. Тем не менее, как мы увидим далее, место возникновения вогнутой складки полипа могло определяться не только положением парных мезентериев, но и внешними факторами, прежде всего рельефом подстилающей материнской поверхности развивающегося зачатка при регенерации.

РЕГЕНЕРАЦИЯ У РУГОЗ

Регенерация у ругоз проявляется в виде достраивания скелета при небольших повреждениях и полной перестройке скелета при развитии нового полипа из небольших кусочков ткани погибшего материнского полипа в виде небольших почек. К одному из типов регенерации следует относить и так называемое омоложение коралла, когда при неблагоприятных условиях полип резко сокращается в размерах и расположение септ становится похожим на юную стадию, а при последующих благоприятных условиях снова увеличивается, восстанавливая взрослое расположение септ (рис. 4).

Регенерация у животных происходит по одному из трех основных путей: эпиморфоз, морфаллаксис и компенсаторная регенерация (Gilbert, 2010). При эпиморфозе последовательно происходит дедифференцировка структур взрослого организма, создание массы недифференцированных клеток и их дальнейшая респецификация. При этом новые клетки образуют лишь утраченные структуры и не более. По этому пути происходит, например, регенерация конечностей у амфибий. При морфаллаксисе происходит перестройка существующих тканей при незначительном росте. Такой тип регенерации характерен для гидры. При разрезании вытянутого тела гидры на несколько кусочков, то из каждого кусочка может сформироваться маленькая гидра. Для этого не требуется нового клеточного материала, и клеточные деления не происходят. Каждая клетка сохраняет свою пластичность, поэтому любой кусочек достаточного размера может превратиться в целый организм меньшего размера. При компенсаторной регенерации клетки просто делятся на себе подобные клетки и не формируют массы дедифференцированных клеток.

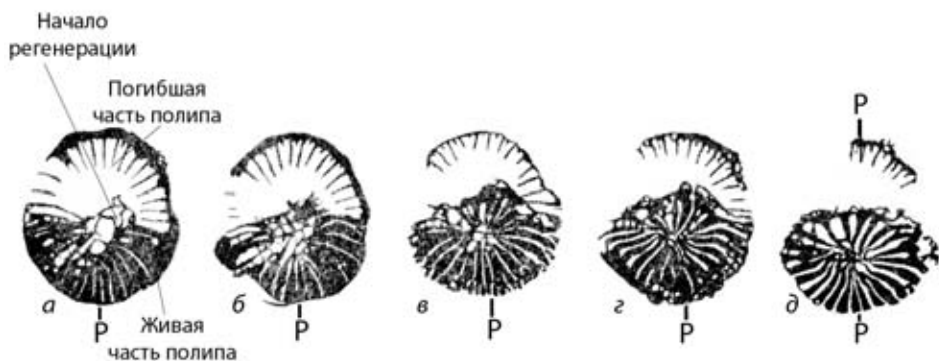


Рис. 5. Развитие скелета при эпиморфной регенерации у *Bothrophyllum conicum* (по Рожнов, 1974, с дополнениями).

Все три типа регенерации можно обнаружить на ископаемых кораллах. Омоложение ругоз (рис. 4) может служить примером компенсаторной регенерации, когда после уменьшения размеров кораллита происходит деление клеток и рост кораллита без их дедифференцировки.

В случае достраивания скелета при небольших повреждениях мы наблюдаем признаки эпиморфоза. Примером может служить описание регенерации у *Bothrophyllum* sp. из мячковского горизонта среднего карбона Подмосковского бассейна (Рожнов, 1974). У этого экземпляра была повреждена и погибла лишь половина полипа (рис. 5). Оставшаяся часть постепенно разрасталась и достраивала недостающую половину полипа (рис. X). Расположение септ достраиваемой части кораллита постепенно стало полностью соответствовать сохранившейся части, и регенерировавший полип приобрел модель расположения септ, полностью соответствующую модели материнского кораллита, хотя и несколько меньшего размера. Плоскость симметрии регенерировавшего и материнского полипа совпали. В этом случае наблюдается, как и при классической эпиморфной регенерации конечности у саламандры, отраженная на скелетной ткани последовательность регенерации, при которой возникает лишь утраченная структура и ничего дополнительного не образуется.

Проявление регенерации по типу морфаллаксиса у ругоз представляет наиболее интересным для понимания особенностей их морфогенеза. К морфаллаксису следует отнести развитие небольших почек на обычно одиночном кораллите из остатков тканей на скелете материнского организма после его гибели (рис. 6). Подобные почки были отмечены у *Bothrophyllum conicum* (Trd.) Т.А. Добролюбовой (1937, 1940) и детально описаны Рожновым (1974). Добролюбова считала эти почки формой бесполого размножения и называла это почкование верхушечным, внутривафельным. Детали развития таких почек заставили, тем не менее, отнести это к явлению соматического эмбриогенеза (Рожнов, 1974). Термин «соматический эмбри-



Рис. 6. Почки в чашечке *Gshelia Shtuk.*, возникшие в результате морфаллаксиса (x 1,5). Экз. ПИН, № 3335/7. Верхний карбон, гжельский ярус. Подмосковский бассейн, ст. Гжель.

огенез» был введен в литературу Б.П. Токиным (Токин, 1959) для явления развития организмов из единичных соматических клеток или комплексов их. Соматическому эмбриогенезу, как отмечает Токин (1959) обязательно предшествует коренная перестройка клеточных систем, которая может быть более или менее полной. Это хорошо видно на примере современной актинии *Metridium senile* (Verrill), когда при ее развитии из маленьких кусочков тела мезентерии в исходном фрагменте либо дегенерируют, а затем возникают заново, либо происходит включение остатков мезентериев в состав нового организма (Полтева, 1972). Если в развивающемся фрагменте имеются остатки пары направляющих мезентериев, то они обязательно сохраняются и входят в систему мезентериев нового организма, определяя его плоскость симметрии. Сейчас термин «соматический эмбриогенез» широко используется при описании развития растений (Батыгина, 2000). В его определении важную роль играет детальное изучение процесса на клеточном уровне, что невозможно сделать на палеонтологическом материале. Поэтому в этой работе мы используем более широко применяемый для такого типа развития термин «морфаллаксис» как особый тип регенерации (Gilbert, 2010). Тем не менее, следует отметить, что современное изучение регенерации на клеточном и молекулярном уровнях показывает большое сходство морфаллаксиса и эпиморфоза (Agata et al., 2007), так как оба они проходят под контролем позиционной информации и для обоих ха-

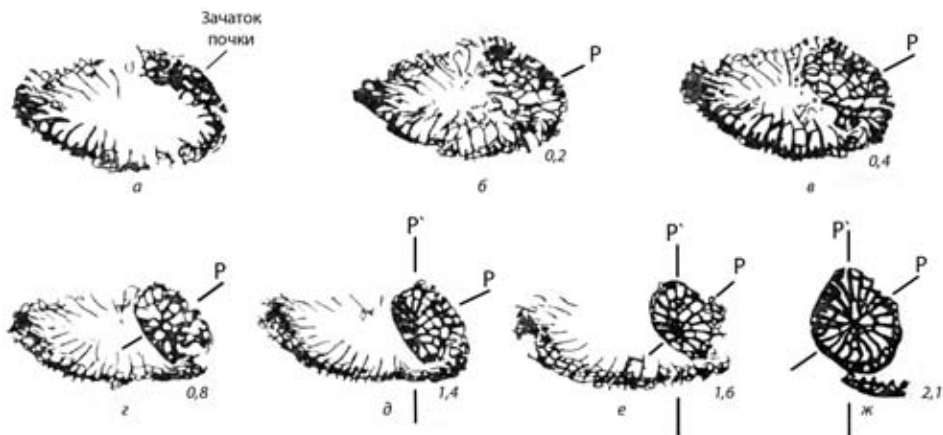


Рис. 7. Последовательные сечения почки *Bothrophyllum conicum* и плоскости симметрии (P и P') (по Рожнов, 1974, с дополнениями). Цифрами показано расстояние сечения от основания почки.

рактерны процессы так называемой дисталлизации и интеркалляции. После повреждения при регенерации позиционная информация быстро реорганизуется в результате взаимодействия появляющейся дистально новой ткани (дисталлизация) и оставшейся проксимальной части, индуцируя соответствующую престройку интеркалярной ткани (интеркалляция). Но на важном для нас морфологическом уровне мы вполне можем использовать классические термины для разных типов регенерации.

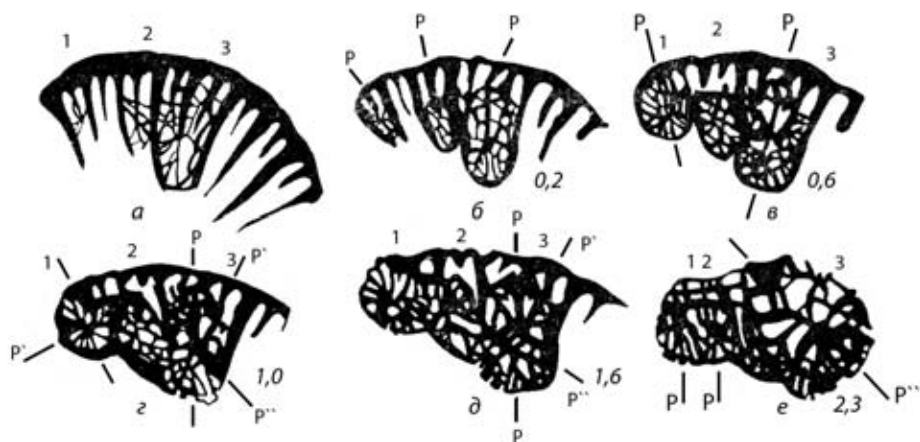


Рис. 8. Развитие скелета и положение плоскости симметрии (P и P'') при морфаллаксии у трех расположенных рядом почек у *Bothrophyllum conicum* (по Рожнов, 1974, с дополнениями). 1, 2, 3 – обозначения почек.

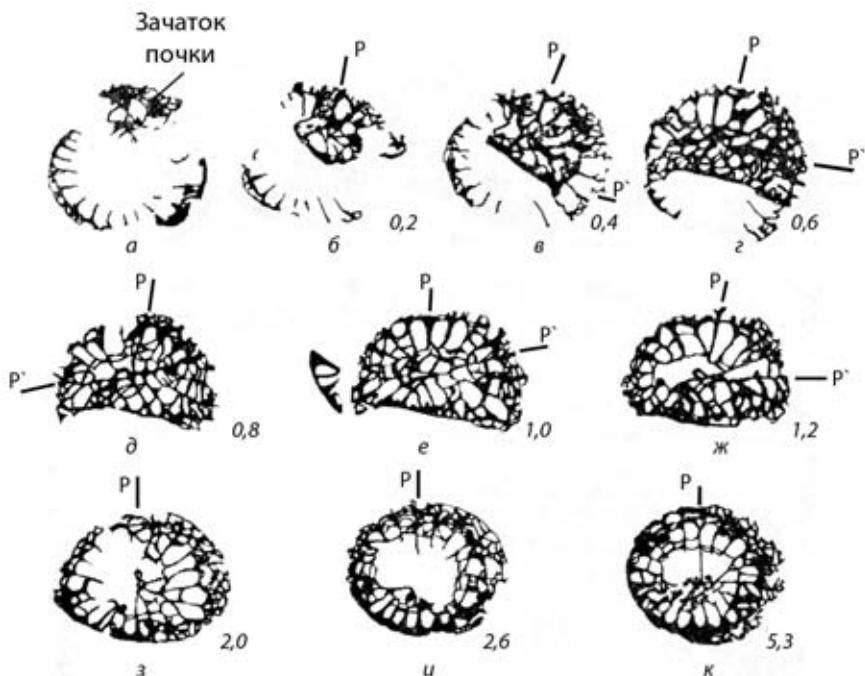


Рис. 9. Развитие скелета и изменение плоскости симметрии при морфаллаксии в почке у *Bothrophyllum conicum* (по Рожнов, 1974, с дополнениями).

В настоящее время в Подмосковном карбоне обнаружены почки подобного типа не только у рода *Bothrophyllum*, но и у *Gshelia* (рис. 6). Новый материал требует специального детального описания. В настоящей работе рассмотрим преимущественно полученные ранее данные по *Bothrophyllum conicum* из касимовского горизонта верхнего карбона близ подмосковного г. Воскресенска (Рожнов, 1974) и выявим их значение для понимания морфогенеза ругоз.

Из 265 экземпляров этого вида было встречено девять кораллитов с небольшими почками в чашечке. На последовательных пришлифовках этих почек было обнаружено, что развитие каждой из этих почек начиналось с плохо дифференцированного скелета из пересекающихся беспорядочно разбросанных изогнутых септ и диссепиментов (рис. 7-9). Это свидетельствует о слабой дифференциации и интеграции тканей зачатка почки. Отсутствие следов роста материнского кораллита свидетельствует о его гибели к моменту зарождения почки. Жизнеспособная часть материнского полипа в значительной степени дедифференцировалась и из нее начинал развиваться новый полип в виде уменьшенной копии материнского организма. При этом поверхность чашечки материнского кораллита становилась субстратом, на котором происходило развитие почки. Особенности развития почки на ранних стадиях определялись

микрорельефом поверхности кораллита, на котором она развивалась, и размера зачатка.

При относительно крупном зачатке, охватывавшем пять-восемь материнских септ стадия слабо дифференцированного скелета зачатка почки была хорошо выражена (рис. 7). Скелет зачатка состоял из нерегулярно расположенных скелетных элементов, обволакивающих материнские септы и заполнявших промежутки между ними. На чуть более поздней стадии границы почки стали все более резко очерчиваться возникающей стенкой, а материнские септы, захваченные почкой, надстраивались и в соответствии с ними появлялись новообразованные короткие изогнутые септы. Одновременно появляется плоскость двусторонней симметрии, расположенная перпендикулярно надстроенным материнским септам. Постепенно сторона почки с короткими новообразованными септами расширялась, сечение почки округлялось, число септ стало доходить до 20 и расположение септ приняло перисто-радиальный облик. В плоскости симметрии выявились аналоги главной и противоположной септ. Таким образом, при развитии этой почки организаторами расположения септ растущей почки становились материнские септы, которые образовали соответствующий рельеф нижней поверхности зачатка почки, организовав очевидно, новую позиционную информацию в зачатке, что и определило в дальнейшем развитии положение новообразованных септ и положение плоскости симметрии почки. Мезентерии, если они развивались, должны были располагаться в соответствии с уже построенными септами, то есть при развитии почек септы определяли развитие мезентериев, а не наоборот.

При маленьком зачатке почки, захватывающем всего две-три септы, развитие проходило несколько иначе. Это видно из описания (Рожнов, 1974) развития трех маленьких почек на одном кораллите *Bothrophyllum conicum*. Эти три почки расположены на небольшом расстоянии друг от друга (рис. 8). Зачаток одной из крайних, самой маленькой из почек (№ 1), располагался между двумя длинными материнскими септами, обволакивая расположенную между ними короткую септу второго порядка. Эта короткая септа определила первоначальную плоскость симметрии этого зачатка, в которой сформировалась еще одна септа. Обе эти септы стали аналогами главной и противоположной септ обычного кораллита. Справа и слева от них появились по две небольшие септы, и поперечное сечение кораллита приобрело облик сечения обычного кораллита на ранних стадиях развития. После этого почка разрослась и стала опираться еще на одну материнскую септу, что привело к нарушению симметрии. При дальнейшем росте часть септ появлялась симметрично относительно старой плоскости симметрии, а часть – относительно новой, обозначенной позднее захваченной материнской септой. Очевидно, позиционная информация в зачатке реорганизовывалась при разрастании зачатка на

соседнюю септу из-за возникшего существенного изменения рельефа основания зачатка.

Другая крайняя почка (№ 3) из трех на этом кораллите развивалась из более крупного фрагмента тела погибшего материнского кораллита, располагавшегося на трех материнских септах первого порядка и двух второго порядка. Плоскость симметрии этой почки оформилась на продолжении средней из охваченных ей материнских септ первого порядка. Но и материнские септы второго порядка тоже организовали на своем продолжении развитие септ в почке. Поэтому начальные стадии этой почки значительно отличаются от начальных стадий развития материнского кораллита, и в расположении септ не видно четкой модели.

Средняя из этих почек (№ 2) прилежала непосредственно к самой крупной. Она развивалась между двумя длинными материнскими септами и опиралась на материнскую септу второго порядка, которая и определила плоскость симметрии развивающейся почки. Эта почка, как и другая маленькая, тоже имела стадию шести септ, но расположенных менее симметрично. Дальнейшее развитие почек определялось их тесным расположением, мешавшим свободно разрастаться. Две маленькие почки, видимо, срослись своими мягкими тканями, стенка между ними исчезла, а септы стали располагаться почти параллельно друг другу. Самая большая почка еще больше разрослась, и в ней появилась новая плоскость симметрии, перпендикулярная первоначальной. Изменение плоскости симметрии при разрастании зачатка можно наблюдать и на другом описанном экземпляре (рис. 9).

Из этих наблюдений следует, что материнские септы, облекавшие фрагментом мягкого тела погибшего организма, создавали некий рельеф в основании развивавшегося зачатка. Этот рельеф определял первоначальную позиционную информацию для построения скелета. Во впяченных участках этого рельефа возникали первые септы формирующейся почки. Если септ было немного, то плоскость симметрии проходила на продолжении средней из них, а в случае более крупного зачатка плоскость симметрии проходила перпендикулярно материнским септам. При разрастании почки и распространении ее на соседние материнские септы плоскость симметрии могла меняться и становилась перпендикулярной материнским септам. Это свидетельствует о том, что симметрия в расположении септ на начальных стадии развития почек определялась рельефом расположения подстилающих зачаток материнских септ, а на более поздней стадии еще и взаимным влиянием сформировавшихся септ. Но это влияние не было таким жестким и четким как на начальных стадиях развития обычного кораллита. Это можно объяснить, что при развитии кораллита развитие септ определялось сформированными ранее мезентериями, а в подобных почках на ранних стадиях их развития мезентерии обычно, видимо, отсутствовали. Поэтому расположение септ у почек, возникавших из фрагментов

погибшего полипа путем морфаллаксиса, было не столь правильным, как у обычного кораллита. Возможно, именно этим объясняется слабая жизнеспособность таких почек и неспособность их сформироваться во взрослый половозрелый полип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широкое распространение бокового прикрепления у одиночных ругоз указывает на оседание и прикрепление их личинок брюшной стороной, а не аборальным концом, как у современных склерактиний. Плоскость симметрии кораллита ругоз, обозначенная главной и противоположной септами, совпадает с плоскостью симметрии личинки, на что указывает расположение главной септы и рубца прикрепления на одной стороне кораллита. Это с большой вероятностью свидетельствует о присутствии у личинки ругоз пары мезентериев, по крайней мере, на брюшной стороне, которая и определяла положение формирующейся после прикрепления личинки главной септы. Преобладающее расположение главной септы на выпуклой стороне роговидных кораллитов обусловлено экологически необходимыми особенностями роста после горизонтального прикрепления личинки брюшной стороной. Из этого можно сделать вывод, что бесскелетные предки ругоз, непосредственные или удаленные имели планулообразный облик и брюшную, а, возможно, и спинную пару мезентериев. Эти вели, видимо, бентосный образ жизни, ползая на брюшной стороне, и питались донной полуразложившейся органикой.

Изучение регенерации у ругоз показало, что на скелете могли быть отражены все три регенерационных пути (эпиморфоз, морфаллаксис и компенсационная регенерация). Морфаллаксис проявлялся в виде небольших почек на погибшем материнском кораллите. Изучение развития этих почек показало, что формирование септ у них организовывалось под влиянием рельефа поверхности материнского кораллита, на котором находился зачаток. Мезентерии на ранних стадиях развития почек, видимо, отсутствовали, или, по крайней мере, не определяли место появления новых септ. Таким образом, весьма вероятно, что и для ругоз, и для склерактиний первичным было разделение гастральной полости на карманы мезентериями, а не впячиваниями стенки тела с известковыми септами внутри. Формирование мезентериев еще у планул склерактиний может отражать их появление еще у далеких свободноподвижных предков.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Живая природа». Автор признателен С. Гришину, Г. Миранцеву, А. Шмакову и А. Поповой за помощь в сборе и формировании коллекции кораллов, а также О.Л. Коссовой за помощь с подбором литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б.* 2000. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 (Системы репродукции). СПб: Мир и семья.
- 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.* 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).
- Ильина Т.Г.* 1984. Историческое развитие кораллов. Подотряд *Polyscolia*. М.: Наука. 184 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 198).
- Келлер Н.Б.* 2012. Глубоководные склерактиниевые кораллы. М.: Красанд. 384 с.
- Кузьмичева Е.И.* 2002. Морфология скелета, система и эволюция склерактиний. М.: Наука. 212 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 286).
- Полтева Д. Г.* 1972. Регенерация и соматический эмбриогенез у актиний. Т. 78. № 4. С. 171–232. (Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт.).
- Рожднов С.В.* 1974. Соматический эмбриогенез у *Bothrophyllum conicum* (*Rugosa*) // Палеонтол. журн. № 3. С. 16–22.
- Токин Б.П.* 1959. Регенерация и соматический эмбриогенез. Изд-во Ленинградского ун-та. 268 с.
- Яковлев Н.Н.* 1904. О морфологии и морфогении кораллов группы *Rugosa* / Изв. СПб. Биол. лаб. Ред. П.Ф. Лесгафт. Т. 7. № 2. С. 87.
- Яковлев Н.Н.* 1910. О происхождении характерных особенностей *Rugosa* // Тр. Геол. ком. Вып. 66. 32 с.
- Яковлев Н.Н.* 1914. Этюды о кораллах *Rugosa* // Тр. Геол. ком. Вып. 96. 33 с.
- Яковлев Н.Н.* 1937. О различии между кораллами *Rugosa* и *Hexacoralla* и о происхождении их отличительных признаков // Ежег. Всеросс. палеонтол. об-ва. № 11. С. 41–48.
- Яковлев Н.Н.* 1945. Первичные факторы в развитии коралловых полипов *Zoantharia* // ДАН СССР. Т. 48. № 6. С. 460–463.
- Agata K., Saito Y., Nakajima E.* 2007. Unifying principles of regeneration I: Epimorphosis versus Morphallaxis // *Develop. Growth Differ.* № 49. P. 73–78.
- Birenhide R.* 1965. Haben die rugosen Korallen Mesenterien gehabt? // *Senckenberg. lethaea.* V. 46. P. 27–34.
- Budd A.F., Romano S.L., Smith N.D., Barbeitos M.S.* 2010. Rethinking the phylogeny of scleractinian corals: a review of morphological and molecular data // *Integrat. compar. biol.* V. 50. № 3. P. 411–427.
- Edwards H.M., Haime J.* 1850. A monograph of the British fossil corals, Part 1 // *Palaeontogr. soc. monogr.* London.

- Elias R.J.* 1981. Solitary rugose corals of the Selkirk Member, Red River Formation (late Middle or Upper Ordovician), southern Manitoba // *Geol. surv. can. bul.* V. 344. P. 1–53.
- Elias R. J.* 1982a. Latest Ordovician solitary rugose corals of Eastern North America // *Bull. amer. paleontol.* V. 81.
- Elias R.J.* 1982. Paleoecology and biostratinomy of solitary rugose corals in the Stony Mountain Formation (Upper Ordovician), Stony Mountain, Manitoba, Canada // *Can. j. earth sci.* № 19. P. 1582–1598.
- Fadlallah Y.H.* 1983a. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals: A review // *Coral reefs.* V. 2. P. 12950.
- Gilbert S.* 2010. *Developmental biology.* 9 ed. Sunderland, Massachusetts USA: Sinauer ass. Inc. publ.
- Heltzel P.S., Babcock R.C.* 2002. Sexual reproduction, larval development and benthic planulae of the solitary coral *Monomyces rubrum* (Scleractinia: Anthozoa) // *Mar. biol.* V. 140. P. 65967.
- Hill D.* 1981. Rugosa and Tabulata. *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt F (Suppl. 1) / Ed. C. Teichert. Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- Neuman B.E.E.* 1988. Some aspects of life strategies of early Palaeozoic rugose corals // *Lethaia.* V. 21. P. 97–114.
- Oliver W.A Jr.* 1980. The relationship of the scleractinian corals to the rugose corals // *Paleobiology.* V. 6. № 2. P. 146–160.
- Oliver W.A.Jr.* 1996. Origins and relationships of Paleozoic coral groups and the origin of the Scleractinia // *Paleontol. soc. pap.* № 1. P. 107–134.
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine // *Paleontol. j.* V. 43. № 11. P. 1364–1377.
- Scrutton C.T.* The Palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology // *Proc. Yorkshire geol. soc.* 1998. V. 52. P. 1–57.
- Scrutton C.T.* 1997. The Palaeozoic corals, I: origins and relationships // *Proc. Yorkshire geol. soc.* V. 51. № 3. P. 177–208.
- Stolarski J., Kitahara M.V., Miller D.J.* et al. 2011. The ancient evolutionary origins of Scleractinia revealed by azooxanthellate corals // *BMS Evolutionary Biology.* V. 11. P. 316.
- Sorauf J.E.* 1993. The coral skeleton: analogy and comparisons, Scleractinia, Rugosa and Tabulata // *Cour. forschung. senck.* V. 164. P. 63–70.
- Wells J.W.* 1956. Scleractinia. *Treatise on Invertebrate Paleontology,* Part F. Coelenterata / Ed. R.C. Moore. Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Laurence, Kansas. P. 328–444.
- Wells J.W., Hill D.* 1956. Anthozoa - general features. *Treatise on Invertebrate Paleontology,* Part F. Coelenterata / Ed. R.C. Moore. Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Laurence. Kansas. P. 161–165.

**BILATERAL SYMMETRY IN THE ONTOGENY
AND IN REGENERATION IN TETRACORALS
(CNIDARIA; PALEOZOIC)**

© 2013 S.V. Rozhnov

Widespread lateral attachment in solitary tetracorals indicates for settling and attachment of their planula by ventral side. The tetracorals corallites plane of symmetry indicated by cardinal and counter major septa, coincident with the larvae plane of symmetry indicated by the location of the cardinal septum and attachment scar on one side corallite. This indicates with a high probability of the presence of paired mesenteries in tetracorals larvae, at least on the ventral side. Soft-bodied tetracoral ancestors, direct or distant, had planula-like body shape and a pair of ventral and, probably dorsal mesenteries. They were benthic, crawling on the ventral side, and fed on bottom semi-decomposed organic matter. The study of regeneration in tetracorals showed that all three ways of regeneration could be reflected in the skeleton (epimorphosis, morphallaxis and compensatory regeneration). Morphallaxis appeared in small buds on the dead parent corals. The study of the development of these buds showed that the formation of septa was organized them the influence of the surface relief of the parent corallite on which there was a bud. Mesenteries were probably absent in the early stages of bud development.

Keywords: tetracorals, Carboniferous, regeneration, morphallaxis, mesenteries, ontogenesis, planula, comparative morphology.

ФЕНОМЕН ЭНАНТИОМОРФИИ У МОРСКИХ МШАНОК

Л.А. Вискова

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

Сведения об энантиоморфизме у морских мшанок крайне редки. На основе анализа публикаций и имеющегося материала по ископаемым и современным мшанкам удалось выделить разные типы энантиоморфных зооидов и энантиоморфных колоний, как у древних, так и у рецентных представителей классов Stenolaemata и Eurystomata.

Известно, что морским мшанкам свойственна билатеральная симметрия. Однако, как у неподвижных колониальных организмов, у них могут происходить более или менее резкие нарушения симметрии в наружном строении колоний и в составляющих их зооидах. Это вторичное отсутствие симметрии, или дисимметрия, как отмечает В.Н. Беклемишев (1964), не причиняет сидячим животным неудобства и огромное их число сохраняет строгую двустороннюю симметрию, в то время как дисимметрия проявляется у них разнообразно и разрозненно. Анализ имеющихся данных показывает, что такую дисимметрию зооидов и колоний, встречающуюся в разных не связанных между собою группах древних и современных морских мшанок, можно отнести к двум модификациям – левым (синистральным) и правым (декстральным) формам каждой из этих структур и связать их с таким явлением, как энантиоморфизм. В Большой советской энциклопедии термин «энантиоморфизм» означает находящийся напротив, противоположный (от греч. *enantios* – и *morphe* – форма). В словарях употребляемых терминов, имеющихся в разных изданиях Treatise по мшанкам – старых (Bassler, 1953) и новых (Boardman, Cheetham, Blake et al., 1983), этот термин отсутствует. Однако в словарях используемых терминов к двум монографиям, посвященным мшанкам только одного отряда Stenostomata (Pohowsky, 1978; Hayward, 1985), разъясняется, что зооиды и колонии энантиоморфны, если они являются зеркальным отражением друг друга, т. е. представлены синистральными и декстральными формами.

Считается, что у колониальных организмов энантиоморфизм встречается не так часто, как среди унитарных. Может быть, поэтому в работах российских авторов по ископаемым и современным мшанкам какую-либо информацию об энантиоморфизме у этих колониальных животных найти не удалось, за исключением одной статьи (Вискова, Пахневич, 2010). Обзор иностранной литературы по мшанкам (очевидно, не исчерпывающий) показал, что только в некоторых работах энантиоморфия зооидов и колоний рассматривалась конкретно (Pohowsky, 1978; Hayward, 1985). В других изданиях она косвенно подтверждалась детальным описанием особенностей развития декстральных и синистральных колоний, асимметрии зооидов или их полярности (Lagaaij, 1963; Cheetham, 1968; McKinney, 1980; McKinney, Burdick, 2004; Taylor, 1978; McKinney, Wass, 1981; Cook, 1981; Chimonides, Cook, 1994; Grischenko, Gordon, Taylor, 1999 и др.). Проведенный анализ публикаций и имеющегося материала по ископаемым и современным мшанкам позволил обобщить все известные данные и выделить разные типы энантиоморфных зооидов и энантиоморфных колоний, как у древних, так и у рецентных представителей классов *Stenolaemata* и *Eurystomata*.

Энантиоморфные зооиды. В колониях мшанок встречаются два типа энантиоморфных автозооидов (далее почти везде – зооиды). Один тип представляет декстральные и синистральные зооиды, второй тип – зооиды с нормальной и реверсивной ориентацией, или с нормальной и реверсивной полярностью: апертура реверсивного зооида находится на его проксимальном конце, тогда как при нормальной ориентации она имеет дистальное положение. Оба типа энантиоморфных зооидов с разной степенью их развития могут встречаться в одной и той же колонии, либо вся колония может быть сформированной только одним из этих типов зооидов.

Как оказалось, энантиоморфные зооиды чаще отмечаются у трудно распознаваемых древних и современных сверлящих мшанок *Vesiculariida* (= *Stolonifera*, *Stenostomata*), колонии которых лишены известкового скелета. Эти мшанки приспособлены к жизни в твердом известковом субстрате, проникая в него химическим путем. На поверхности субстрата (раковины различных моллюсков) остаются следы столонов и почкующихся от них зооидов, а также апертуры, соответствующие отверстиям автозооидов, через которые выступали лофофоры для осуществления всех жизненно важных функций. Энантиоморфные зооиды сверлящих мшанок, древних и рецентных, впервые были описаны Р.А. Поховским (Pohowsky, 1978). Они распознаются по положению их апертур относительно столона: на правой стороне или вдоль него – зооиды декстральные, на левой – синистральные. По данным Поховского (Pohowsky, 1978) декстральные и синистральные зооиды характеризуют колонии сверлящих мшанок таких родов, как *Terebripora d'Orbigny*, 1847 (эоцен – ныне) и *Immergentia Silén*, 1946 (мио-

цен – ныне) и указываются в их диагнозах. В одних колониях эти зооиды могут быть единичными, в других – многочисленными. Например, у *T. ramosa* d'Orbigny, 1847 (плиоцен-ныне, США, Чили) или *I. patagoniana* Pohowsky, 1978 (современный, Аргентина) большинство зооидов являются либо декстральными, либо синистральными. Кроме того, у выше названных видов, а также у таких сверлящих мшанок, как *Ropalonaria? arachne* (Fischer, 1866) (келловей – оксфорд, Франция), *Marcusopora ripleysensis* Pohowsky, 1978 (маастрихт, США) и *T. falunica* Fisher, 1866 (современный, Бразилия) встречаются и реверсивные зооиды.

Как подчеркивает Поховски, у сверлящих мшанок рода *Coocobryozoon* Pohowsky, 1978 (миоцен Калифорнии, плиоцен Австралии), с единственным видом *S. lagaaiji* Pohowsky, 1978, энантиоморфизм в значительной степени проявляется в нормальной и обратной ориентации зооидов, и при этом реверсивные зооиды могут составлять большую часть колонии. Основной столон, отходящий дистально от проксимального конца ancestrулы, всегда почкует только реверсивные зооиды. Последние могут быть синистральными, если все их апертуры помещаются на левой стороне этого столона, и декстральными, если все они – на его правой стороне (рис. 1а)¹. Зооиды, ориентированные нормально и с апертурами на правой стороне столона или вдоль него рассматриваются как декстральные. Энантиоморфные зооиды этого вида хорошо распознаются и в удаленных, краевых участках колонии. У других сверлящих мшанок декстральные и синистральные зооиды, более или менее легко различимые на ранних стадиях развития колоний, часто трудно узнаваемы на расстоянии от ancestrулы. Возможно, развитие в колониях *S. lagaaiji* энантиоморфных зооидов двух типов и доминирование реверсивных зооидов давало им определенные преимущества перед другими сверлящими мшанками. Поховски, подчеркивая обширное разрастание колоний *S. lagaaiji* во все стороны субстрата вокруг ancestrулы, считает, что он происходил очень быстро и без особых помех, находящиеся рядом с ancestrулой столонны длиннее последующих, а их рост был свободным. Здесь, очевидно, следует заметить, что Поховски определяет как энантиоморфные не только зооиды, но и колонии *S. lagaaiji*, поскольку столон, начинающийся от ancestrулы, почкует всегда реверсивные зооиды с апертурами на левой стороне (колонии синистральные) или на правой (колонии декстральные), и такое же положение апертур встречается на других столонах (Pohowsky, 1978, с. 93).

Редкие реверсивные зооиды отмечены и у вида *Orbignyopora opulenta* Viskova et Pakhnevich, 2010. Эта сверлящая мшанка из среднего келловей Подмосковья была обнаружена в поверхностном почти прозрачном слое вну-

¹ На этом и на других приведенных в статье рисунках размеры (масштабное изображение) отдельных фигур несколько отличаются от размеров этих же фигур в оригинальных авторских статьях, однако это не влияет на восприятие излагаемого материала.

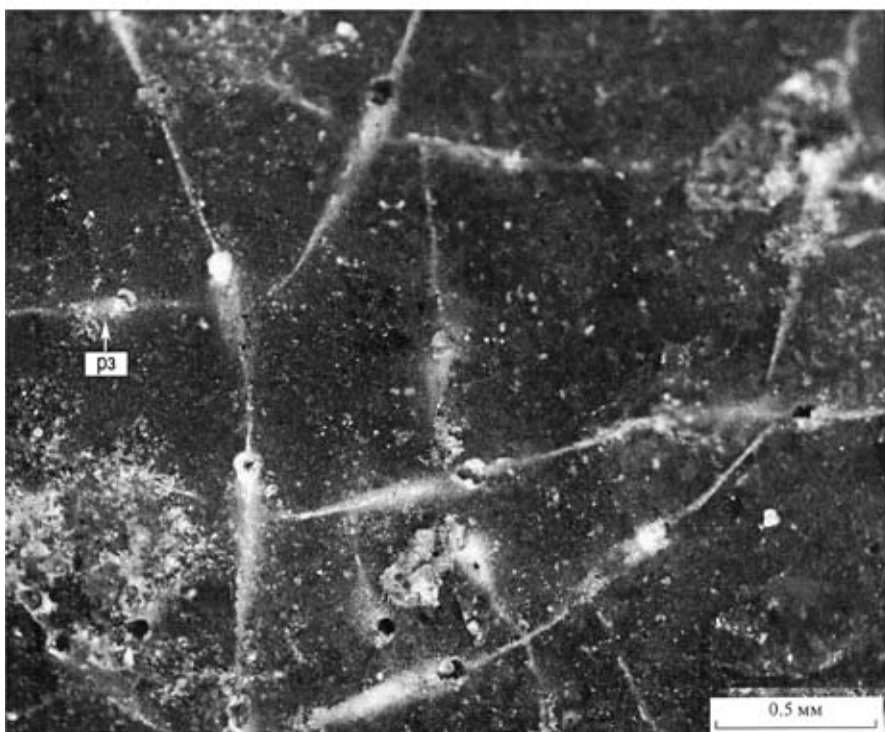
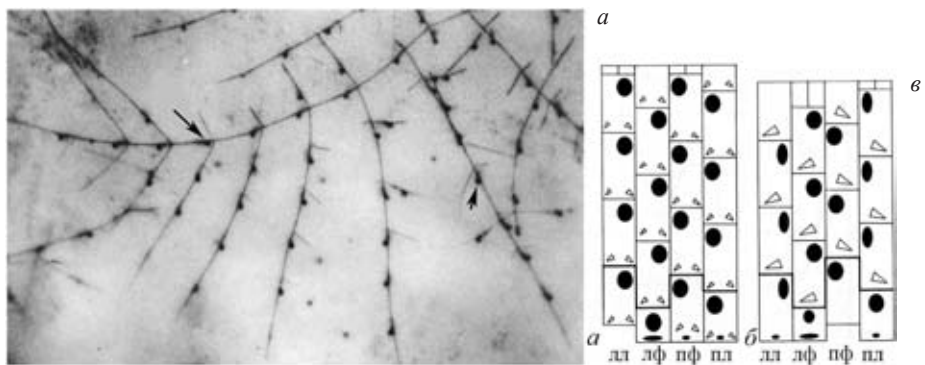


Рис. 1. Энантиоморфные зооиды: *а* – *Cookobryozoon lagaaii* Pohowsky, 1978 (x 8.1); реверсивные синистральные зооиды на основном и на боковых столонах, видны декстральные нормальные зооиды (короткая стрелка) и реверсивный (длинная стрелка); нижний плиоцен; Австралия (Pohowsky, 1978); *б* – *Orbignyopora opulenta* Viskova, Pakhnevich, 2010 (x 24); на боковом столоне, отходящем от основного, виден реверсивный укороченный зооид (рз); средняя юра, средний келловей; Россия, г. Москва, карьер Камушки (ныне – Деловой центр Москва-Сити) (Вискова, Пахневич, 2010); *в* – схема расположения энантиоморфных зооидов в членистых колониях Poricellariidae: *а* – сегмент с продольными рядами мономорфных зооидов, *б* – диморфных зооидов; обозначения: лл – левый латеральный ряд, лф – левый фронтальный ряд, пл – правый латеральный ряд, пф – правый фронтальный ряд (Bordman, Cheetham, 1969, с изменениями).

тренней стороны раковины устрицы (Вискова, Пахневич, 2010). В колонии от основного и боковых столонов почковались два типа автозооидов – укороченные и удлинённые, расположенные симметрично вдоль столонов и характеризующиеся в основном нормальной ориентацией (рис. 1б). Однако среди укороченных зооидов, почковавшихся на боковых столонах, иногда проявлялся их энантиоморфизм. Он был выражен развитием, наряду с нормальными зооидами реверсивных, имевших апертуру на проксимальном конце.

Очень наглядную левизну и правизну зооидов демонстрирует американский исследователь А. Читам (Cheetham, 1968; Bordman, Cheetham, 1969) на примере хейлостомных мшанок семейства *Poricellariidae* (маа-стрихт – ныне), однако, он ее рассматривает как их асимметрию. Ветвистые членистые колонии этих мшанок состоят из сегментов, в которых зооиды, открывающиеся только на одну сторону, расположены в четыре продольных ряда (рис. 1в). Из них два ряда зооидов являются фронтальными (один левый, другой – правый) со срединной линией между ними, и два ряда зооидов – латеральными (один – левый, другой – правый). Отверстия (опезии) зооидов во всех рядах наклонены к срединной линии фронтальной стороны сегмента. Сам автор подчеркивает, что левый фронтальный и левый латеральный ряды зооидов являются зеркальным отражением правого фронтального и правого латерального рядов зооидов (Cheetham, 1968, с. 187). Но такой характер расположения зооидов в колониях *Poricellariidae* и их морфология позволяют считать эти зооиды энантиоморфными. Можно отметить, что на это было обращено внимание Поховского (Pohowsky, 1978, с. 40). Согласно исследованиям Читама (Cheetham, 1968) у *Poricellariidae* в интервале поздний мел – ныне изменялись особенности почкования и морфология зооидов (их ширина, длина, угол наклона опезий, количество, размеры и ориентация адвентивных авикуляриев и т. д.). При этом в зооидах латеральных рядов преобразования происходили быстрее, чем в зооидах фронтальных рядов. В результате, как отмечает Читам, мономорфные зооиды у меловых *Poricellariidae* становятся диморфными у олигоценых. Диморфные зооиды характерны и для современных представителей этого семейства. Интересно заметить, что зооиды *Poricellariidae*, находившиеся в зоне астогенетического повторения в двух фронтальных и в двух латеральных рядах, на протяжении рассматриваемого интервала времени (мел – ныне) оставались энантиоморфными.

Энантиоморфные зооиды характеризуют уникальную хейлостомную мшанку *Fatkullina paradoxa* Grischenko, Gordon et Taylor, 1999. При этом энантиоморфизм проявляется только в нормальной и реверсивной полярности зооидов (рис. 2). Инкрустирующие колонии этой мшанки, размерами 0.2–12.0 см, были найдены в прибрежных водах Охотского моря (шельф Западной Камчатки) российским бризоологом А.В. Грищенко. Он впервые обратил наше внимание на реверсивные зооиды в ее колониях во вре-

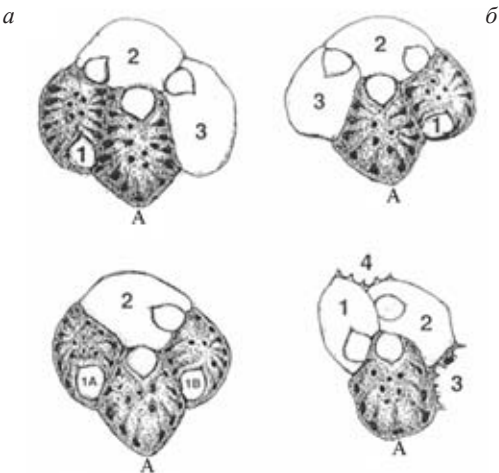
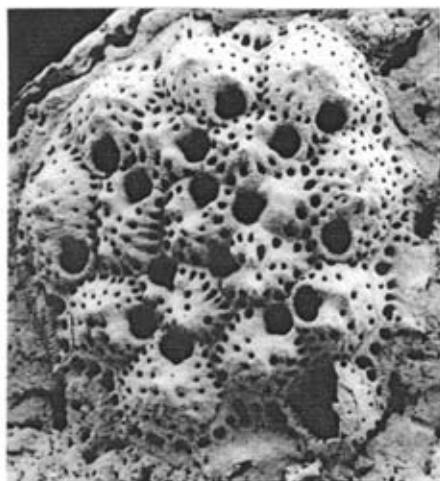


Рис. 2. *Fatculina paradoxa* Grischenko, Gordon, Taylor, 1999: *a* – инкрустирующая колония, видны зооиды с нормальной и реверсивной полярностью (x 26); *б* – варианты ориентации реверсивных зооидов, почкующихся от анцеструлы (А); совр., Россия, Охотское море (Grischenko, Gordon et Taylor, 1999).

ма совещания по ископаемым и современным мшанкам в Перми в 1994 г. Впоследствии она была описана им совместно с иностранными коллегами (Grischenko, Gordon, Taylor, 1999). Интересно, что первые реверсивные зооиды в колониях *F. paradoxa* оказываются в числе трех дочерних зооидов, почкующихся от анцеструлы. Они формируют с ней своеобразный анцеструлярный комплекс. При всегда нормальной ориентации самой анцеструлы, ориентация дочерних зооидов в этом комплексе может иметь четыре вариации (рис. 2б). Реверсивные зооиды разбросаны по всей колонии *F. paradoxa*, и у них, как и у нормальных зооидов, заметно утолщена фронталь. Кроме того, из реверсивных зооидов по краям округлых колоний формируется рельефный выступ, который, как отмечают авторы, играет защитную роль. При этом орифисы этих зооидов, расположенные на их проксимальных концах (и ближе к центру колонии), также находятся под защитой этого выступа.

Причины появления энантиоморфных зооидов у сверлящих мшанок пока не раскрыты. Как полагает Поховски (Pohowsky, 1978), они могут формироваться на простейших уровнях клеточной дифференциации и организации, на разных стадиях онтогенеза зооидов или возникать случайно. Например, у многих видов *Immergentia* такие зооиды сначала развиваются как срединно-базальное явно симметричное расширение столона, а затем происходит незаметное смещение апертуры на правую или левую сторону столона. У хейлостомных *Poricellariidae*, согласно исследованиям Читама (Cheetham, 1968; Bordman, Cheetham, 1969), энантиоморфизм можно рассматривать как результат аллометрического увеличения зооидальной дис-

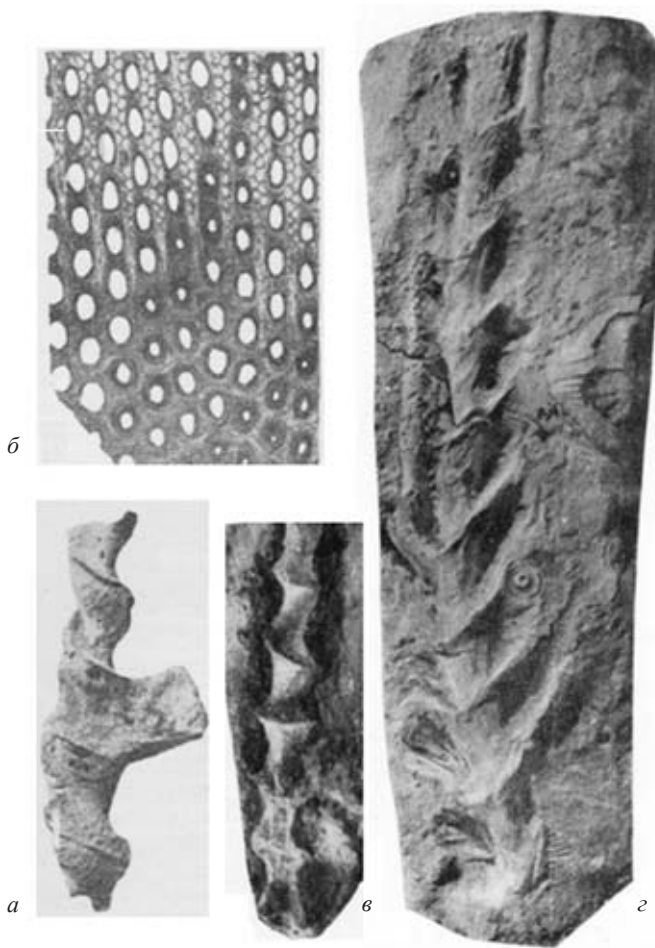


Рис. 3. Фрагменты спиральных колоний рода *Archimedes*: *a, б* – *A. keyserlingi* Stuckenberg, 1875, *a* – осевая часть (нат. вел.), *б* – фрагмент сетки, тангенциальное сечение (x 8); верхний карбон; Россия, Тиман (Никифорова, 1938); *в* – *A. orientalis* Schulga-Nesterenko, 1949, осевая часть (нат. вел.); нижняя пермь; Россия, бассейны р. Печоры, р. Подчерем (Шульга-Нестеренко, 1949); *г* – *A. bolkhovitinovae* Schulga-Nesterenko 1951, осевая часть (нат. вел.); средний карбон; Россия, р. Пинега, Н. Паленга (Шульга-Нестеренко, 1951).

имметрии. Относительно хейлостомного вида *F. paradoxa*, очевидно, можно считать, что его энантиоморфные зоиды (с реверсивной и нормальной полярностью) формировались на разных стадиях астогенеза, начиная от анцеструлы, как защитная реакция на агрессивную среду.

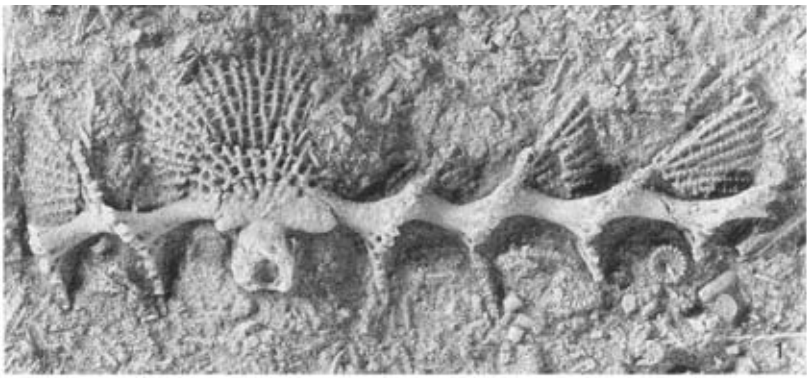
Энантиоморфные колонии. У ископаемых мшанок класса *Stenolaemata* и современных мшанок класса *Eurystomata* они представлены пространственными лево- и правозавернутыми спиралями вертикально растущих колоний. Кроме того, известны лево- и правозавернутые плоские спирали

инкрустирующих колоний (со спиральным расположением зооидов) у ископаемых и современных Eurystromata. Среди пространственных энантиоморфных спиралей вертикальных колоний ископаемых Stenolaemata можно выделить четыре типа разной сложности строения.

Первый из них – винтообразные сетчатые колонии широко известного палеозойского рода Archimedes Owen, 1842. В нашей стране этот род распространен в среднем и верхнем карбоне Русской платформы, в нижней перми Урала и Тимана (Никифорова, 1938; Шульга-Нестеренко, 1941, 1949, 1951, 1952, 1955; Морозова, 2001), но необычайно обилён он в нижнем карбоне Северной Америки (McKinney, 1980, 1993; McKinney, McGhee, 2003; McKinney, Wass, 1981). К сожалению, ни в одной работе российских авторов, несмотря на подробные описания целого ряда видов Archimedes (рис. 3), не указывается, являются ли их спиральные колонии право- или левозавернутыми.

Чаще регистрировались виды Archimedes, сетчатые колонии которых развивались в одиночную спираль (декстральную или синистральную) от края сетки родительской колонии, путем фрагментации (McKinney, 1983). Однако известны редкие примеры одиночных и разнонаправленных парных спиралей Archimedes, которые формировались от расширенного инкрустирующего основания, образованного вокруг анцеструлы (Ulrich, 1890; Condra, Elias, 1944; Conkin, Fuson, 1970; McKinney, 1983). Но особый интерес представляет уникальная находка одного из видов Archimedes – *A. cf. intermedius* (Ulrich, 1890) в формации Честер (поздний карбон, ранний намюр) на севере Алабамы, США, описанная К. МакКинни и Д. Бэрдиком (McKinney, Burdick, 2001). Почти от основания сетчатой веерообразной колонии в противоположные стороны отходят две спиральные ветви, из которых одна декстральная, а другая – синистральная (рис. 4а). Боковые спирали перпендикулярны к вертикальному росту материнской колонии. Авторы обращают внимание на необычное базальное прикрепление, сформированного, очевидно, в результате обрастания анцеструлой и последующими зооидами верхушки эфемерного субстрата, который возвышался над морским дном. Благодаря этому энантиоморфные спирали могли свободно расти в разные стороны. В целом эта сложная колония Archimedes необычайно миниатюрна: она имеет всего 6.5 мм в высоту и 200.0 мм поперечной длины. Чаще в работах палеонтологов приводится такая длина отдельных фрагментов спирали Archimedes: 0.25–50.0 см, а иногда – до 100.0 см.

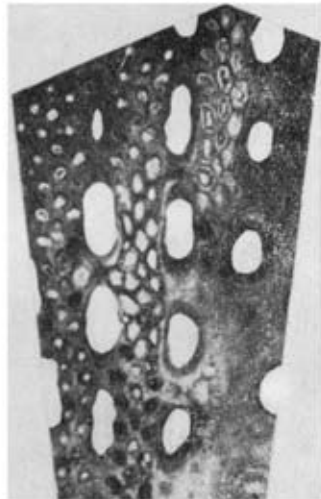
Общеизвестно, что деликатная сетка спирали Archimedes состоит из бифуркирующих соединенных перекладинами ветвей с двухрядным расположением зооидов, открывающихся на одну сторону. Исследованиями МакКинни (McKinney, 1980, 1993 и др.) установлено, что полные колонии этих мшанок формировались спиральным ростом бифуркирующих ветвей вдоль оси и радиальным их ростом от нее. При этом в пределах каждой



a



б



в

Рис. 4. Пространственные спирали колоний палеозойских мшанок: *a* – *Archimedes cf. intermedius* (Ulrich, 1890), веерообразная сетка и отходящие от нее энантиоморфные спирали (x 5.5); формация Честер (поздний карбон, ранний намюр); США, Алабама (McKinney, Burdick, 2001); *б, в* – *Kazarchimedes kalbensis* Plamenskaja, 1964, *б* – внешний вид (нат. вел.); *в* – фрагмент сетки, тангенциальное сечение (x 14); нижний карбон, верхний визе; Восточный Казахстан (Пламенская, 1964).

спирали в серии бифуркирующих ветвей одна ветвь сохраняла спиральный рост (декстральный или синистральный) материнской ветви, другая отклонялась в сторону. Внутренний край спирально завернутой сетки создавал осевую структуру, или осевой винт. Но настоящей линейной структуры, от которой начиналась бы спираль сетки, не существует. Твердая винтовая структура, окружающая виртуальную ось спирали, создавалась значительными отложениями кальцита, который быстро секретировался в проксимальном направлении от растущей верхушки.

Очевидно, к этому типу строения следует отнести и винтообразные сетчатые колонии единственной мшанки рода *Kazarchimedes* Plamenskaja,

1964 из нижнего карбона Восточного Казахстана (Пламенская, 1964). Он представлен единственным видом *K. kalbensis* Plamenskaја, 1964 (рис. 4б, в). Этот род отличается от *Archimedes* тем, что у него бифуркирующие ветви формировались не двумя, а тремя-четырьмя рядами автозооидов, а также тем, что диаметр оборотов уменьшался от основания в сторону растущей верхушки. Автор рода отметила, что обороты спирали у *Kazarchimedes* идут слева направо.

МакКинни подчеркивал, что спиральный рост колоний позволял, сохраняя минимальную площадь их прикрепления, увеличивать площадь поверхности витков сетки. Питающие зооиды, которые открывались на верхней стороне каждого оборота, успешно орошались идущими сверху водными потоками с питательными частицами. Кроме того, такой рост изолировал колонию от дополнительного контакта с субстратом, где взаимодействие с другими сессильными организмами могло быть особенно частым и неблагоприятным.

Второй тип прямого спирального роста с образованием энантио-морфных колоний зарегистрирован у мшанок юрского рода *Terebellaria* d'Orbigny, 1852, который представлен всего одним видом – *T. ramossissima* Lamouroux, 1821 (рис. 5). В нашей стране он широко распространен в средней юре (средний келловей) центральных районов Европейской части России (Герасимов, 1955; Вискова, 2006), он также многочислен в средней юре Англии и Франции (Walter, 1969; Taylor, 1978). Уникальность мшанок рода *Terebellaria* состоит в том, что их прямые дихотомирующие ветви представлены нисходящей пространственной спиралью. Необычайная особенность колониального роста *T. ramossissima* была скрупулезно изучена английским бризоологом П. Тэйлором (Taylor, 1978). Он подчеркнул, что ветви колоний *Terebellaria* являются декстральными и синистральными, но обнаружить это можно только со стороны растущей верхушки или в поперечных шлифах. В нашем материале (сборы П.А. Герасимова, А.С. Алексеева и автора) из отложений среднего келловоя Москвы и Подмосковья имеются фрагменты только декстральных ветвей *Terebellaria* (их длина 1.5–6.5 см). Но приведенный в работе Герасимова (1955, табл. XII, фиг. 9) снимок одного поперечного среза колонии (рис. 5б) свидетельствует о том, что синистральные ветви были и в московском материале, часть которого, к сожалению, пока не найдена. Ветви *Terebellaria* имеют прямой осевой стержень, который состоит из пучка эндозональных зооидов, почкованием которых обеспечивался дистальный рост ветви от анцеструлярного основания. От краев непрерывно растущей верхушки прямого осевого стержня происходило почкование экзозональных зооидов, которые росли не вверх, а вниз, в сторону основания ветви, сливаясь в узкий инкрустирующий пояс. Этот пояс зооидов по нисходящей спирали, право- или левозавернутой, обрастал сначала поверхность осевого стержня, а затем и сформиро-

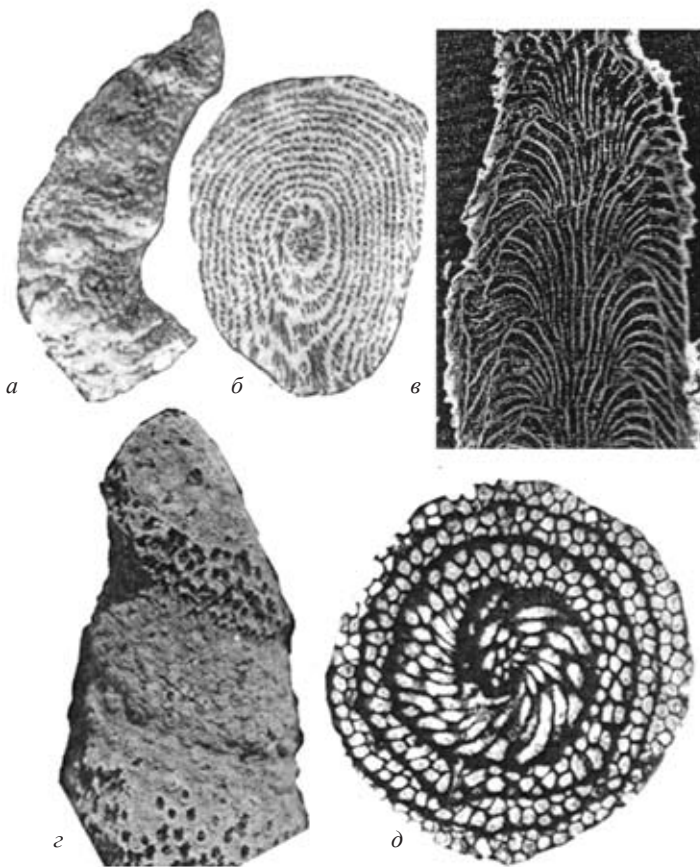


Рис. 5. *Terebellaria ramossissima* Lamouroux, 1821: *a* – фрагмент ветвистой колонии (x 4); *б* – поперечное сечение, спираль синистральная (x 6); средняя юра, средний келловей; Россия, г. Москва, карьер Камушки (Герасимов, 1955); *в* – продольное сечение (x 9.5), видны эндозональные зоиды, обеспечивавшие дистальный рост ветви от анцеструлярного основания, и экзональные зоиды, которые росли в сторону основания ветви по нисходящей спирали, формируя инкрустирующий пояс; средняя юра, бат; Франция, Нормандия, (Тайлог, 1978); *г* – дистальная часть ветви (x 12); *д* – поперечное сечение, спираль декстральная (x 15) (Вискова, 2006); средняя юра, средний келловей; Россия, г. Москва, карьер Камушки.

вавшихся ветвей, значительно их укрепляя. В каждом спиральном обороте выделяется зона открытых апертур, которые принадлежали к питающим зооидам. Это позволяет считать, что действия щупалец в этих зонах были коллективными, а их направленные движения могли создавать эффективную систему водотока, как поступавшего, богатого пищевыми ресурсами, так и отфильтрованного.

Третий тип энантиоморфной спиральной колонии имеет вид *Heterocrisina candelabrum* Voigt, 1987, описанный немецким ученым Э. Фогтом (Voigt, 1987). Он происходит из отложений верхнего маастрихта Нидер-

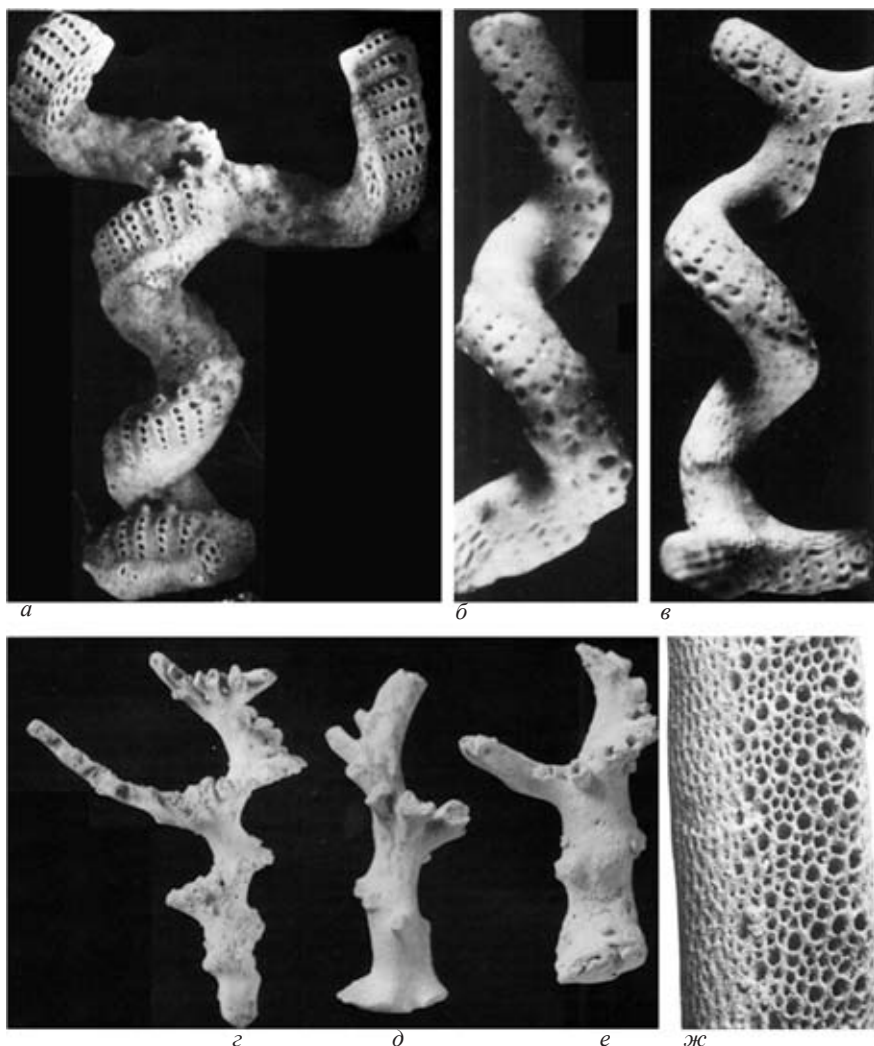


Рис. 6. Энантиоморфные пространственные спирали вертикальных колоний: *а-в* – *Heterocrisina candelabrum* Voigt, 1987; *а* – декстральная спираль, дающая после дихотомии начало декстральной и синистральной спиральям (x11); *б-в* – синистральные спирали (x 12); верхний мел, верхний маастрихт; Нидерланды (Voigt, 1987); *г-ж* – *Crisidmonea archimediformis* Taylor, McKinney, 1996: видны утолщенные спиральные оси и отходящие от них бифуркирующие ветви, *г, е* – спирали декстральные (x 2.3 и x 3.1), *д* – спираль синистральная (x 4.2), *ж* – фрагмент ветви, видны автозооции, собранные в фасцикли, и гетерозооции (x 23); эоцен; США, Северная Каролина (Taylor, McKinney, 1996).

ландов. Как отмечает автор, все фрагменты колоний этого вида (рис. 6*а-в*) имеют вычурно изогнутые узкие спиральные ветви (их длина 1.4–1.5 мм), которые при вертикальном росте часто дихотомировали. И хотя Фогт не указывает направленности оборотов спирали ветвей, на приведенных им

иллюстрациях можно видеть, что среди них есть право- и левозавернутые, и что после дихотомии также формировались декстральная и синистральная спирали. Расстояние между оборотами у основания ветви, берущей начало от расширенного образования вокруг анцеструлы, небольшое, но оно заметно увеличивается в дистальном направлении. Фронтальная и фронтально-латеральная стороны спиральных ветвей сформированы автозооидами, а дорсальная и дорсально-латеральная – кенозооидами, или нематозооидами. Апертуры автозооидов собраны в фасцикли, расположенные на латеральных сторонах ветвей выступающими параллельными рядами, перпендикулярными к длине ветвей. Диаметр апертур в каждом ряду увеличивается в направлении фронтали.

К сожалению, Фогт не обратил внимания на образование разнонаправленных спиралей, а только подчеркнул спиральный рост ветвей. Этот рост у *H. candelabrum* он считает патологическим отклонением, особенным примером воздействия на рост мшанок высокоэнергетических условий подвижного мелководья. Тем не менее, расположение апертур питающих зооидов, связанных в выступающие фасцикли, и их ориентация на спиральных ветвях позволяют предположить, что коллективные действия шупалец придавали необходимое направление водным потокам с пищевыми ресурсами. Они проходили через несложные спиральные обороты ветвей *H. candelabrum*, орошая их боковые стороны с открытыми апертурами.

Четвертый тип энантиоморфных колоний мшанок, несколько напоминающий осевую часть спирали Archimedes, также представлен одним видом *Crisidmonea archimediformis* Taylor, McKinney, 1996. Он был обнаружен в эоцене штата Северная Каролина, США (Taylor, McKinney, 1996). Колонии этого вида состоят из утолщенной спиральной оси, поднимающейся от анцеструлярного основания, и отходящих от оси на каждом ее обороте системы бифуркирующих ветвей (рис. 62-ж). Эти ветви связаны между собой в своем основании и образуют плоскостную, но выпуклую фронтальную поверхность. Из 23 фрагментов, сохранивших осевую часть (длина ее до 25 мм), 14 являются декстральными и девять – синистральными. Преобладание первых позволяет предположить, что у этого вида было больше правозавернутых спиралей. Авторы обращают внимание на то, что при дистальном росте колоний декстральные оси имеют ротацию против часовой стрелки, а синистральные оси – по часовой. Расстояние между оборотами в каждом фрагменте право- и левозавернутой спирали возрастало в дистальном направлении, в сторону растущей верхушки. Бифуркирующие ветви сформированы автозооидами и гетерозооидами, которые авторы относят к кенозооидам. За счет наслоения последних спиральные оси кальцифицированы сильнее, чем остальные части колоний. Апертуры автозооидов, как и у выше рассмотренного вида *H. candelabrum*, расположены на латеральных сторонах ветвей параллельными рядами – фасцикля-

ми, перпендикулярными к длине ветвей. Однако гетерозооиды занимают не только латеральную и дорсальную сторону ветвей, они развиты также и между рядами автозооидов в отличие от *H. candelabrum*. Размер апертур, увеличивающийся в направлении фронтальной стороны, их расположение и ориентация позволили авторам предположить, что в спиральных колониях *S. archimediformis* система питающих водных токов проходила снизу вверх через спиральные обороты бифуркирующих ветвей, орошая их латеральные стороны. Но, очевидно, следует добавить, что собранные в фасцикли апертуры питающих зооидов, могут свидетельствовать также и о коллективной роли лофофоров в создании направленной системы водотока.

Среди современных мшанок класса *Eurystomata* также встречаются пряморастущие спиральные колонии (рис. 7). К ним относятся *Bugula turrata* (Desor, 1848), *Retiflustra cornea* (Busk, 1852) и *Spiralaria florum* Busk, 1861. Строение спиральных колоний первых двух видов неоднократно использовалось при сравнении с ними спиральных колоний ископаемых мшанок (Mc Kinney, 1980; Mc Kinney, Wass, 1981; Voigt, 1987). И хотя авторы не акцентируют особого внимания на их энантиоморфии, можно предположить, что у *B. turrata* и *R. cornea* она есть. Что же касается *S. florum*, то К. МакКинни и Р. Восс (Mc Kinney, Wass, 1981) подчеркивают, что все экземпляры этого вида имеют только правозавернутую спираль, а иллюстрацию колонии *S. florum* с левозавернутой спиралью (MacGillivray, 1880) они считают результатом литографической репродукции.

Рассмотрим плоские спирали инкрустирующих энантиоморфных колоний некоторых мшанок класса *Eurystomata*. Такие колонии характеризуются спиральным расположением зооидов, декстральным и синистральным. При этом спираль зооидов может формировать либо всю колонию, либо составлять только несколько начальных оборотов вокруг ancestrулы. Таким образом, можно считать, что плоские спирали инкрустирующих энантиоморфных колоний представлены двумя типами.

К первому относятся колонии *Cranosina spiralis* Chimonides et Cook, 1993 (рецентный, Гавай). Они имеют 3–12 мм в диаметре и полностью сформированы лево- и правозавернутыми спиральными сериями зооидов (рис. 8а-в). Авторы этого вида отмечают, что у 78 колоний *S. spiralis* спираль зооидов расположена по часовой стрелке, а у 81 – против нее (Chimonides, Cook, 1994). Они считают, что направление спирали определяется ancestrулой и ее авикулярием, которые расположены в сторону последующего спирального роста. От ancestrулы слева или справа почкуются только один зооид под углом почти в 180°. Второй, третий и четвертый зооиды почкуются не от ancestrулы, а последовательно друг от друга и располагаются таким образом, что они полностью окружают ancestrулу, образуя первый виток спирали зооидов, декстральный или синистральный. Все остальные генерации зооидов в колониях *S. spiralis*

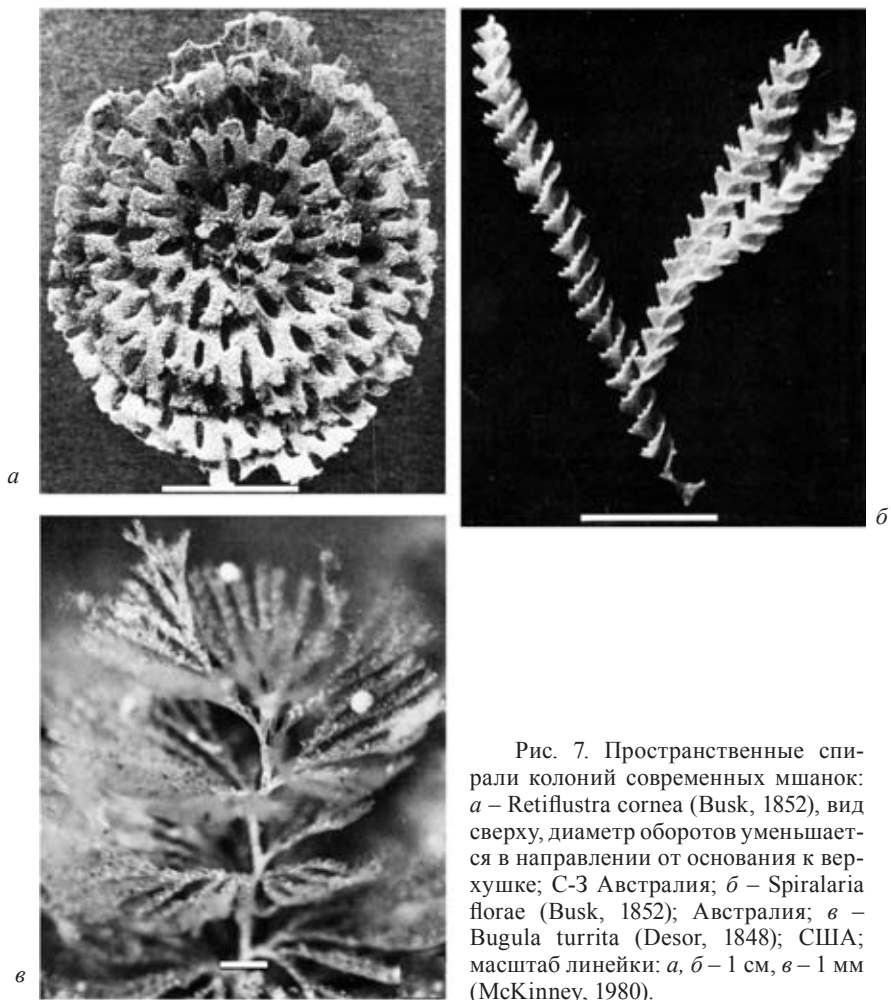
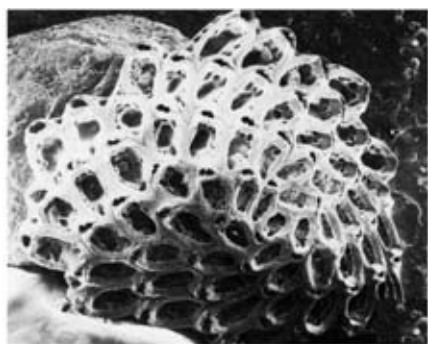


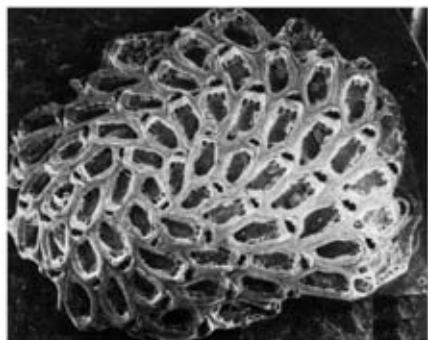
Рис. 7. Пространственные спирали колоний современных мшанок: *a* – *Retiflustra cornea* (Busk, 1852), вид сверху, диаметр оборотов уменьшается в направлении от основания к верхушке; С-3 Австралия; *б* – *Spiralaria florae* (Busk, 1852); Австралия; *в* – *Bugula turrata* (Desor, 1848); США; масштаб линейки: *a*, *б* – 1 см, *в* – 1 мм (McKinney, 1980).

следуют направлению первой спирали. Общий вид спирали зооидов может быть несколько искажен, что связывается либо с неправильной формой субстрата, либо изначальным смещением осевшей личинки относительно центра субстрата.

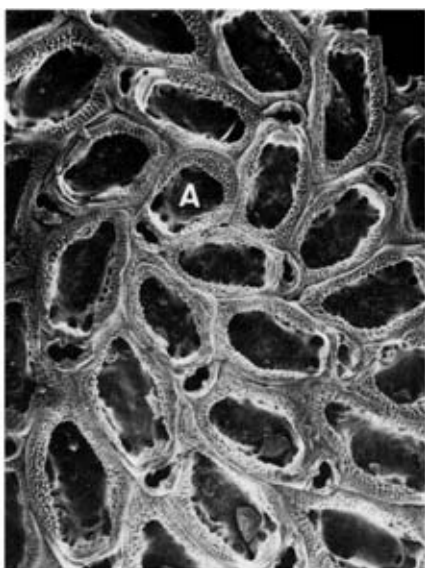
Ко второму типу принадлежит современный вид *Setosellina goësi* (Silén, 1942) из Мексиканского залива. Как отмечает Р. Лагайж (Lagaaij, 1963), в колониях этого вида развивается только парная спираль зооидов вокруг анцеструлы. Она может быть и декстральной, и синистральной (иллюстрируется только первая). Этот автор подчеркивает, что обычно более четко биспираль выражена у ювенильных экземпляров (рис. 8г, д). В колониях взрослых форм ротация парной спирали не всегда ясная, однако, ее характер может быть определен по ориентации крупных зубцов вибраккуляриев:



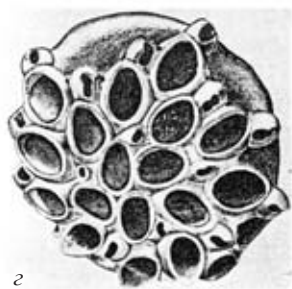
a



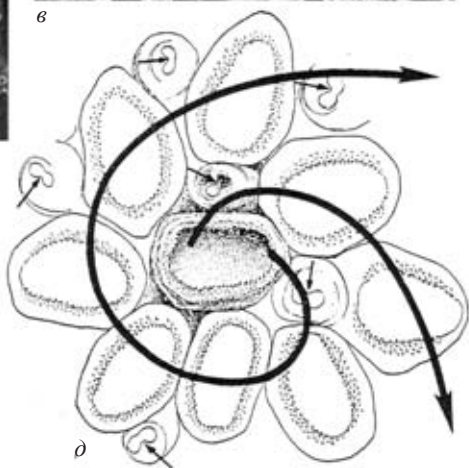
б



в



z



д

Рис. 8. Эnantиморфные плоские спирали инкрустирующих колоний: *a-в* – *Cranosina spiralis* Chimonides, Cook, 1993: *a* – декстральная (x 21), *б* – синистральная (x 19), *в* – анцеструла (A) и синистральная спираль окружающих ее зоидов (x 45); совр.; Гавай (Chimonides, Cook, 1994); *z, д* – *Setosellina goësi* (Silén, 1942): *z* – колония (x40); *д* – схема парной спирали (декстральной) вокруг анцеструлы; совр., Мексиканский залив (Lagaaij, 1963).

она всегда совпадает с направлением оборота биспиралы перианцеструлярных зоидов.

Подчеркивая формирование парных спиралей зоидов на ранних стадиях астогенеза у таких родов инкрустирующих *Eurystomata*, как *Heliodoma* Calvet, 1907 (современный, Южная Африка) и *Helioxitionella* Cook et Chimonides, 1984 (олигоцен – ныне, Австралия), авторы, к сожалению,

не указывают направления их оборотов (Cook, 1981; Cook, Chimonides, 1984; Chimonides, Cook, 1994). Однако приведенные в их работах иллюстрации свидетельствуют о том, что парные спирали у *Heliodoma implicata* Calvet, 1907 (Cook, 1981) или у мшанок миоценового и рецентного вида *Helioxionella spiralis* (Chapman, 1913), как и у современного *H. sculata* Cook et Chimonides, 1984 (Cook, Chimonides, 1984) являются декстральными. Можно предположить, что у мшанок этих родов доминировали колонии с правозавернутыми парными спиралями зооидов.

Следует отметить, что спиральное расположение зооидов в прямых и инкрустирующих колониях ископаемых и современных мшанок обоих классов встречается довольно часто. Однако ответить на вопрос, являются ли эти спирали зооидов энантиоморфными, позволит только дальнейшее изучение этих мшанок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Это первая попытка обобщения известных данных об энантиоморфизме морских мшанок, свойственного обычно одиночным животным. Зооиды и колонии мшанок энантиоморфны, если являются зеркальным отражением друг друга. Они представлены декстральными (правыми) и синистральными (левыми) формами, либо зооидами с нормальной и реверсивной полярностью. Проведенный анализ публикаций и имеющегося материала по ископаемым и современным мшанкам позволил выделить разные типы энантиоморфных зооидов и энантиоморфных колоний, как у древних, так и рецентных представителей классов *Stenolaemata* и *Eurystomata*. Энантиоморфные зооиды обнаружены пока только в колониях некоторых мшанок *Eurystomata*. Это – сверлящие *Stenostomata* и редкие *Cheilostomata*.

Энантиоморфные колонии представлены несколько шире и разнообразнее. Они развивались в виде пространственных и плоских спиралей независимо в разных линиях ископаемых и современных мшанок обоих классов. Их рост начинался от ancestrулы, реже – в результате фрагментации. Возможно, левые и правые формы колоний были генетически запрограммированы. Но они могли появляться и случайно, подобно спиралям *H. candelabrum*, как рефлекторная реакция ancestrулы на определенные условия среды обитания, а затем закрепиться в следующих поколениях. В этих случаях, очевидно, можно говорить об адаптивной роли энантиоморфизма. Небезынтересно отметить, что у отдельных мшанок энантиоморфия сохранялась на протяжении более или менее длительного отрезка геологического времени. К ним относятся *Poricellariidae* (маастрихт – ныне), *Terebripora* (эоцен – ныне), *Immergentia* (миоцен – ныне) и *Cookobryozon* (миоцен – плиоцен), характеризующиеся энантиоморфными зооидами, а также *Archimedes* (карбон – пермь) и *Terebellaria* (аален – келловей) с их пространственными энантиоморфными спиралями, соответственно вос-

ходящей и нисходящей, и, возможно, род *Helixotionella* (олигоцен – ныне), имеющий колонии в виде плоской спирали.

Очевидно, феномен энантиоморфизма проявляется у мшанок значительно шире, чем рассмотренные здесь примеры. Они пока не многочисленны, но, как представляется, позволят привлечь внимание специалистов к более глубокому исследованию феномена энантиоморфии у мшанок.

Автор выражает искреннюю благодарность А.В. Коромысловой и И.О. Ренге за помощь в подготовке иллюстраций. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-004-59.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев Б.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука. 432 с.
- Большая советская энциклопедия. 1978. Т. 30. Изд-во Советская энциклопедия. С. 173.
- Вискова Л.А.* 2006. Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 81. Вып. 4. С. 49–59.
- Вискова Л.А., Пахневич А.В.* 2010. Новая сверлящая мшанка из средней юры Московской области и ее микротомографическое исследование // Палеонтол. журн. № 2. С. 38–46.
- Герасимов П.А.* 1955. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Ч. 2. Иголкожие, ракообразные, черви, мшанки и кораллы юрских отложений. М. 90 с.
- Морозова И.П.* 2001. Мшанки отряда Fenestellida. М.: ГЕОС. 177 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 277)
- Никифорова А.И.* 1938. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР. Палеонтология СССР. Т. 4. Ч. 5. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 290 с.
- Пламенская А.Г.* 1964. О находке представителей родов и в нижнем карбоне Казахстана // Палеонтол. журн. № 2. С. 45-48.
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1941. Нижнепермские мшанки Урала. Палеонтология СССР. Т. 5. Ч. 5. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 276 с.
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1949. Функциональное, филогенетическое и стратиграфическое значение микроструктуры скелетных тканей мшанок. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 68 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 23).
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1951. Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР. 162 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 32).
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1952. Новые нижнепермские мшанки Приуралья. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 84 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 37).
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1955. Каменноугольные мшанки Русской платформы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 207 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 57).
- Bassler R.S.* 1953. Bryozoa. Treatise on invertebrate paleontology / Geol. soc. amer. univ. Kansas press. Ed. R.C. Moor. Pt G. Lawrence. 253 p.

- Bordman R.S., Cheetham A.H.* 1969. Skeletal growth, intercolony variation and evolution in Bryozoa: a review // *J. paleont.* V. 43. № 2. P. 205–233.
- Boardman R.S., Cheetham A.H., Blake D.B.* et al. 1983. Bryozoa (revised). Treatise on invertebrate paleontology / *Geol. soc. amer. univ. Kansas press.* Eds R.C. Moor, R.A. Robinson. Pt G. V. 1. Lawrence. 625 p.
- Cheetham A.H.* 1968. Evolution of zoecial asymmetry and origin of poricellariid cheilostomes // *Atti soc. it. sc. nat. museo civ. st. nat. Milano.* V. 108. P. 185–194.
- Chimonides P.J., Cook P.L.* 1994. Notes on the genus *Cranosina* (Bryozoa, Cheilostomida) // *Zool. scr.* V. 23. № 1. P. 43–49.
- Condra G.E., Elias M.K.* 1944. Study and revision of *Archimedes* (Hall) // *Geol. soc. am. spec. pap.* V. 53. 243 p.
- Cook P.L.* 1981. The potential of minute bryozoans colonies in the analysis of deepsea sediments // *Cahiers biol. mar.* T. 22. P. 89–106.
- Cook P.L., Chimonides P.J.* 1984. Recent and fossil Lunulitidae (Bryozoa: Cheilostomata) 2. Species of *Helixotionella* gen. nov. from Australia // *J. nat. hist.* V. 18. P. 255–270.
- Grischenko A.V., Gordon D.P., Taylor P.D.* 1998. A unique new genus of cheilostomate bryozoans with reversed-polarity zooidal budding // *Asian mar. biol.* V. 15. P. 105–117.
- Hayward P.J.* 1985. Ctenostome bryozoans // *Synopsis of the British Fauna. New ser.* № 33. P. 1–169.
- Lagaaij R.* 1963. New Additions to the Bryozoan fauna of the gulf of Mexico // *Publ. inst. mar. sci. univ. Texas.* V. 9. P. 162–236.
- McKinney F.K.* 1980. Erect spiral growth in some living and fossil bryozoans // *J. paleont.* V. 54. № 3. P. 597–613.
- McKinney F.K.* 1983. Asexual colony multiplication by fragmentation: an important mode of genet longevity in the Carboniferous bryozoans *Archimedes* // *Palaeontology.* V. 9. Pt 1. P. 35–43.
- McKinney F.K., Burdick D.W.* 2001. A rare, larval-founded colony of the bryozoan *Archimedes* from the carboniferous of Alabama // *Palaeontology.* V. 44. Pt 5. P. 855–859.
- McKinney F.K., McGhee G.R.* 2003. Evolution of erect helical colony form in the Bryozoa: phylogenetic, functional, and ecological factors // *Biol. j. Linn. soc.* V. 80. P. 235–260.
- McKinney F.K., Raup D.M.* 1982. A turn in the right direction: simulation of erect spiral growth in the bryozoans *Archimedes* and *Bugula* // *Paleobiology.* V. 8. Pt 2. P. 101–112.
- McKinney F.K., Wass R.E.* 1981. The double helix form of branches and its relation to polymorph distribution in *Spiralaria florum* Busk / Recent and fossil bryozoa. Eds G.P. Larwood, C. Nielsen. Denmark. P. 159–167.
- Pohowsky R.A.* 1978. The boring ctenostomate Bryozoa: taxonomy and paleontology based on cavities in calcareous substrata // *Bull. amer. paleont.* V. 73. № 301. P. 1–192.
- 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., McKinney F.K.* 1996. An Archimedes-like cyclostomes bryozoans from the Eocene of North Carolina // *J. paleont.* V. 70. № 2. P. 218–229.
- Ulrich E.O.* 1890. Palaeozoic Bryozoa // *Illinois geol. surv.* V. 8. P. 293–688.
- Voigt E.* 1987. Neue cyclostome Bryozoen aus der Maastrichter Tuffkreide (Ob. Maastrichtium) // *Paläont. z.* 61. S. 41–56.
- Walter B.* 1969. Les Bryozoaires jurassiques en France. Etude systématique. Rapports avec la stratigraphie et paléécologie // *Docum. lab. géol. fac. sci. Lyon.* № 35. P. 1–328.

PHENOMENON OF ENANTIOMORPHISM IN BRYOZOANS

L.A. Viskova

Information about enantiomorphism in bryozoans is extremely rare. We identified different types of enantiomeric zooids and enantiomeric colonies as in fossil representatives also in recent representatives of classes Stenolaemata and Eurystomata, basing on the analysis of publications and material on fossil and recent bryozoans.

НАРУШЕНИЕ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ У БРАХИОПОД

Г.А. Афанасьева

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

Рассматриваются случаи нарушения билатеральной симметрии у представителей ряда отрядов замковых брахиопод различного геологического возраста и ныне живущих. Асимметрия обычно встречается у обитателей рифовых фаций и касается в основном формы раковины, лофофора, брахидия и кардиналия. Как правило, изменения наружного и внутреннего строения происходят одновременно, реже искажается только форма раковины или только внутренние структуры. Нарушение симметрии может быть связано с теснотой поселения, с формой поверхности прикрепления индивидуумов и с направлениями питающих потоков в окружающей среде.

Ключевые слова: замковые брахиоподы, нарушение симметрии, лофофор, брахийд, кардиналий, форма раковины, рифовые фации.

Билатеральная симметрия, характерная для брахиопод, может нарушаться у представителей разных отрядов как современных, так и ископаемых брахиопод различного геологического возраста.

Впервые нарушение билатеральной симметрии у современных брахиопод было отмечено П. Фишером и Д. Элертом (Fischer, Oehlert, 1892) у представителя отряда Terebratulida – *Terebratula dorsata* (Gmelin), обитающего у берегов Патагонии и прикрепляющегося к веткам кораллов. Раковины этих теребратулид были деформированы и строение брахиальных петель искажено в ходе роста вследствие сжатия из-за тесноты поселения. Затем явная асимметрия лофофора у ныне живущего вида теребратулид – *Macandrevia cranium* (Müller), существующего в коралловых зарослях у берегов Норвегии, была отмечена Дж. Эллиотом (Elliott, 1948). У одного из экземпляров этого вида одна половина плектолофа развита нормально, а другая – рудиментарна (рис. 1). При этом наружное строение раковины симметрично. Неравномерное развития парных ветвей лофофора Эллиот был склонен рассматривать как проявление врожденного дефекта развития.

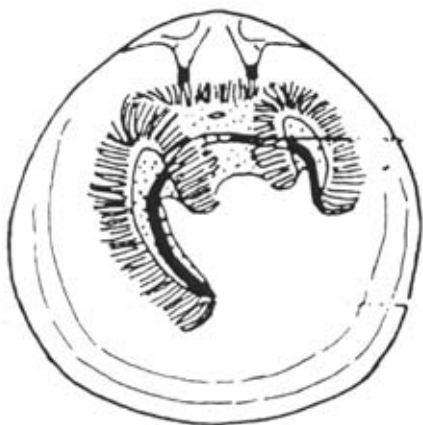


Рис. 1. *Macandrevia cranium* (Müller), строение лофофора, х2; Северное море, Норвегия (Elliott G.F., 1948).

Наибольшее число наблюдений асимметрии формы раковины и внутренних анатомических и морфологических структур у современных брахиопод принадлежит Д. Аткинсу, изучавшей стадии роста лофофора, у нескольких видов теребратулид, обитателей коралловых рифов Атлантики. Так, у *Platidia davidsoni* (Eudes Deslongchamps) была отмечена неправильная форма раковины, соответствующая поверхности коралла *Dendrophillia cornigera* Lamarck, к которой она прирастает, и асимметрия лофофора (Atkins, 1959).

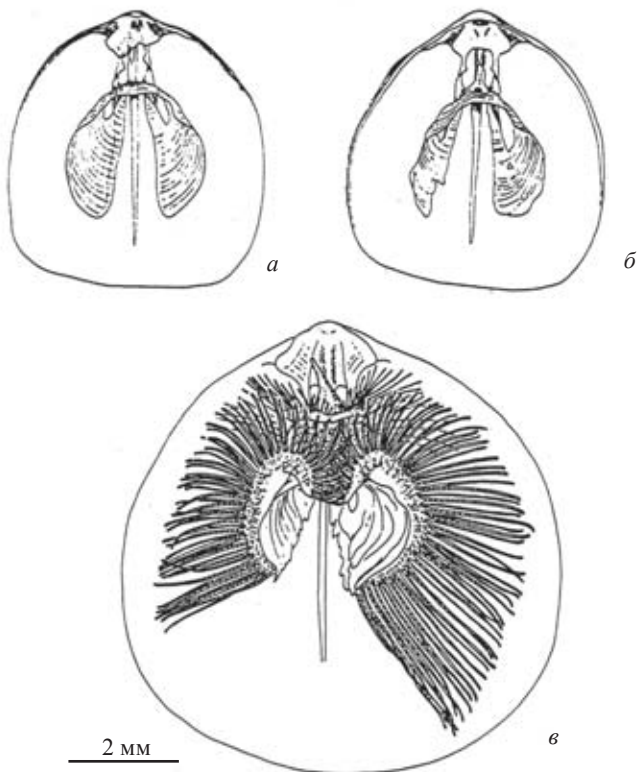


Рис. 2. Асимметрия строения раковины у современной теребратулиды *Fallax daliniformis* Atkins: *a* – чрезмерное развитие левого прямочного гребня, *б* – одностороннее разрастание правой нисходящей петли брахидия, *в* – асимметрия рук плектолофа (Atkins, 1960a).

У *Fallax daliniformis* Atkins, найденного прикрепленным к *Lophelia prolifera* (Linnaeus), при прослеживании роста лофофора от шизолофа до плектолофа выявлены: асимметрия очертания раковины, чрезмерная величина левого прямочного гребня на внутренней поверхности спинной створки (рис. 2а), одностороннее разрастание правой нисходящей ветви брахидия (рис. 2б), асимметрия рук плектолофа (рис. 2в) (Atkins, 1960а). У *Megerlia truncata* (Linnaeus), прикрепляющейся как к *Dendrophillia cornigera*, так и к *Lophelia prolifera*, наблюдается наличие укороченных филаментов наружного ряда: двух с левой стороны и трех – с правой без изменения длины филаментов наружного ряда (рис. 3), и смещение кишечника (Atkins, 1961). Аткинс предполагала, что наблюдаемая асимметрия в строении брахиопод связана с неровной поверхностью коралловых ветвей, к которой они прикреплялись, близостью соседних брахиопод или других представителей эпифауны и не исключала также влияние паразитов (Atkins, 1959).

Случаи нарушения симметрии формы раковины, связанные в основном с неровностями субстрата и теснотой поселения, наблюдались Д. Ли (Lee,

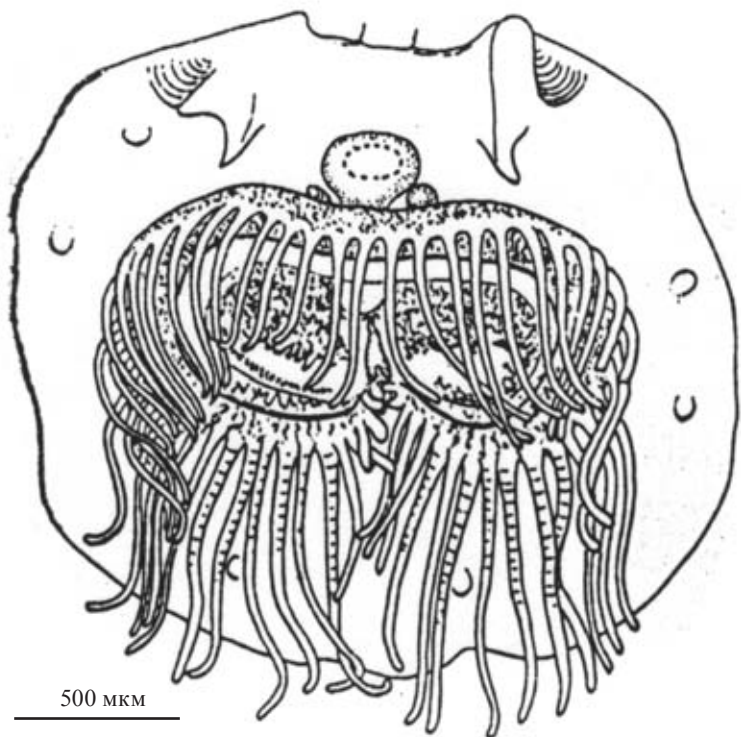


Рис. 3. Несимметричное положение неодинаковых по длине филаментов у современной теребратулиды *Megerlia truncata* (L.) (Atkins, 1961).

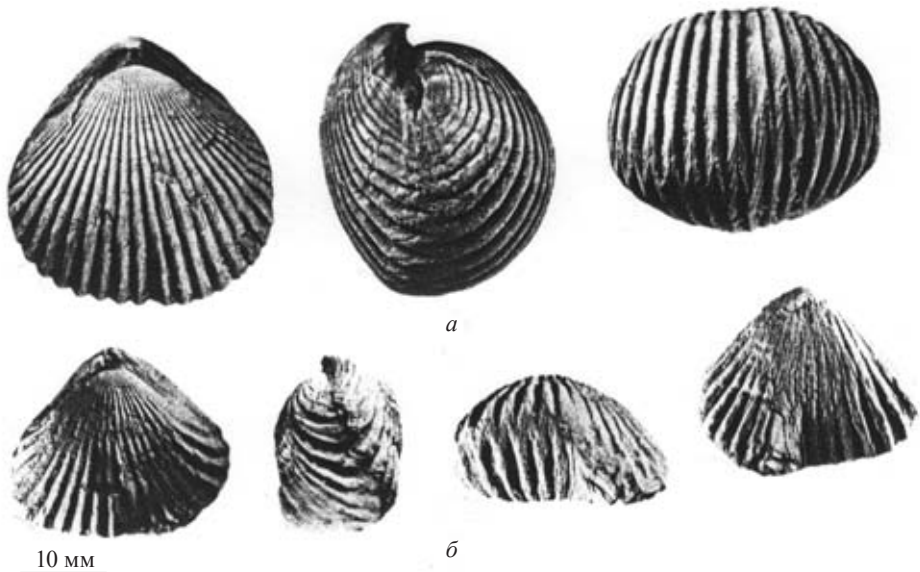


Рис. 4. Асимметрия раковины у ринхонеллиды рода *Tornquirhynchia* Childs: *a* – *T. inconstans* (Sowerby); верхняя юра, кимериджский ярус Англии; *б* – *T. asymmetrica* (Radulovic); средняя юра, байосский ярус Балкан (Manceñido et al., 2002).

1978) у современного вида ринхонеллид, обитателя побережья Новой Зеландии *Notosaria nigricans* (Sowerby). Асимметрия увеличивалась с ростом раковины и в разной мере проявлялась почти у 70 % исследованных экземпляров. В большинстве случаев изгиб передней комиссуры, соответствующий седлу спинной створки, смещался влево или вправо. Асимметрию в строении раковины по тем же причинам отметил А.В. Пахневич (2012) у ныне живущих брахиопод Баренцева, Белого и Норвежского морей. Им был произведен подсчет процентного состава асимметричных раковин по отношению к общему числу раковин в выборке. Наибольшее число асимметричных раковин – 17,4 % обнаружено у теребратулиды *Macandrevia granium*, а у теребратулид родов *Terebratulina* Orbigny, *Diestothyris* Thomson и у рода ринхонеллид *Hemithiris* Orbigny процент асимметричных экземпляров колеблется от 3,45 до 1,8 %.

Среди ископаемых брахиопод нарушение билатеральной симметрии чаще всего встречается у обитателей рифов и прилегающих частей шельфа. Наиболее яркие примеры асимметрии характеризуют представителей отряда Rhynchonellida. В норме у большинства ринхонеллид передняя комиссура состоит из срединного изгиба в сторону спинной створки, который соответствует выходящему потоку фильтрующей системы, и двух боковых, симметрично расположенных изгибов в сторону брюшной створки, соответствующих ее входящим потокам. Однако у некоторых мезо-кай-

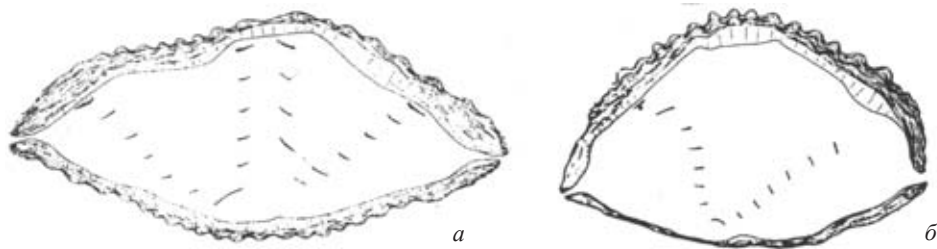


Рис. 5. Атрипида *Kerpina veneta* Struve из эйфельского яруса среднего девона Германии; поперечные шлифовки цельных раковин с сочлененными створками: *a* – нормальный спиральный брахийд с двумя конусами спиралей, *б* – одна из рук спиролафа атрофирована, x4 (Cooper, 1967).

нозойских ринхонеллид рифовых фаций один из боковых изгибов может отсутствовать то с одной, то с другой стороны (рис. 4). Предполагается, что в данном случае лофофор был тоже асимметричным и система фильтрации менялась – функционировала только одна из рук спиролафа, а другая атрофировалась и в фильтрации принимал участие один входящий поток (Ager, 1965; Asgaard, 1968; Brookfield, 1973). Ринхонеллидам семейства Cyclothyrididae Makridin надсемейства Hemithiridoidea, распространенным повсеместно от среднего триаса до палеогена, асимметрия раковины настолько присуща, что это отмечается в диагнозе семейства и в диагнозах родов *Cyclothyris* McCoy, *Septaliphoria* Leidhold, *Lamellaerhynchia* Burri, *Tornquirhynchia* Childs, *Owenirhynchia* Calzada этого семейства (Manceñido et al., 2002). Кроме того, хорошо известна асимметрия раковины у ринхонеллид рода *Rhactorhynchia* Buckman семейства Tetrarhynchiidae Ager этого же надсемейства из кимериджского яруса верхней юры Англии (Ager, 1965), что также отражено в диагнозе рода (Manceñida et al., 2002). Характерная асимметрия передней комиссуры, состоящей также из двух изгибов, отмечена у родов надсемейства Pugnacoidea: *Streptaria* Cooper семейства Basiliolidae Cooper, широко распространенного в палеогене и неогене, и *Erymnaria* Cooper семейства Erymnariidae Cooper из верхнего мела – палеогена (Cooper, 1959). У других мезо-кайнозойских ринхонеллид асимметрия может проявляться эпизодически у индивидуумов какого-либо одного местонахождения.

Если атрофию одной из рук спиролафа у ископаемых ринхонеллид можно лишь предполагать с большой степенью вероятности, то непосредственно это явление можно наблюдать у представителей отряда Atrypida, у которых спиролаф поддерживается хорошо развитым брахийдем. Так, атрофию одной из рук спиролафа и гипертрофию другой с одновременным искажением формы раковины можно видеть у обитателя коралловых рифов атрипиды *Kerpina veneta goniorhyncha* Struve из отложений эйфельского яруса среднего девона Германии (Cooper, 1967) (рис. 5).

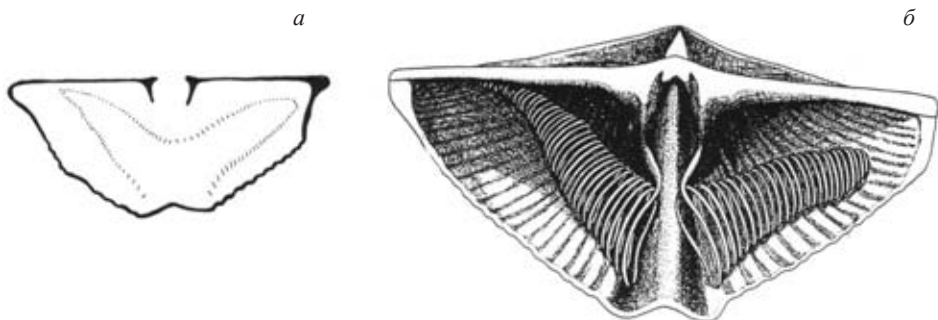


Рис. 6. *Spinocyrtia iowensis* (Owen): *a* – поперечная пришлифовка цельной раковины с сочлененными створками, *б* – реконструкция брахидия, $\times 2$; девон (Cedar Valley Limestone) Айовы (Ager, Riggs, 1964).

У вида *Spinocyrtia iowensis* (Owen) из отряда Spiriferida нарушение билатеральной симметрии проявляется независимо как на наружных, так и на внутренних структурах раковины. Из девонских отложений штата Айова США было исследовано более 200 экземпляров этих спириферид, у большинства из которых форма раковины асимметрична – у 55 % экземпляров ширина правой половины раковины больше левой, а у 45 % наоборот. Внутри раковины спирали брахидия обычно симметричны, но у некоторых экземпляров наблюдается их аномальное развитие – левосторонняя брахиальная поддержка имеет большее число спиралей, бóльшую протяженность и несколько иначе ориентирована, чем правосторонняя. Такую асимметрию брахидия, предполагающую соответствующую асимметрию спиролафа, наблюдавшие ее Д. Эгер и Э. Ригз, объясняют наличием сильных течений в местах обитания вида (Ager, Riggs, 1964) (рис. 6).

У ископаемых брахиопод разных отрядов, так же как и у современных, известны многочисленные случаи асимметрии формы раковины и внутренних структур вследствие тесноты поселения и прикрепления к неров-

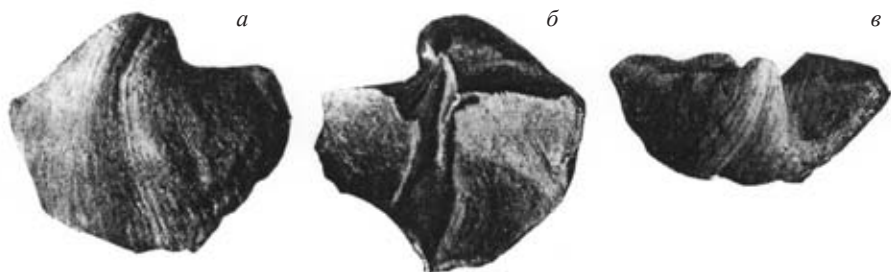


Рис. 7. Деформированная брюшная створка спирифериды *Choristites* sp.: *a* – вид снаружи, *б* – внутреннее строение, *в* – вид со стороны макушки; средний карбон, московский ярус, подольский горизонт Подмосковной котловины (Иванова, 1949).

ному субстрату. При этом асимметрия наблюдается в основном у наиболее крупных взрослых экземпляров и усиливается с ростом.

Например, Е.А. Иванова (1949) отмечала неравномерный рост раковины из-за скученности у спириферид рода *Choristites* Fischer из подольского и мячковского горизонтов московского яруса среднего карбона Подмосковной котловины (рис. 7). А. Купер (Cooper, 1957) наблюдал подобную асимметрию формы раковины вследствие помех развития со стороны соседних индивидуумов у спириферид рода *Mucrospirifer* Grabau из среднего девона США. У этих брахиопод неравномерно развиты боковые концы раковины — они или оттянуты в длинные выросты, или округлены и деформированы.

Нарушение симметрии при скученности поселения может проявляться только в наружном строении раковины без изменения ее внутренних структур. Такого роста асимметрию отметила Г. Биернат (Biernat, 1957) у ринхонеллиды *Peregrinella multica rinata* (Lamarck), распространенной в готеривском ярусе нижнего мела Польши и Франции. У данного вида, по мнению Биернат, гроздь раковин первоначально формируются из молодых индивидуумов, прикрепляющихся к субстрату функционирующей

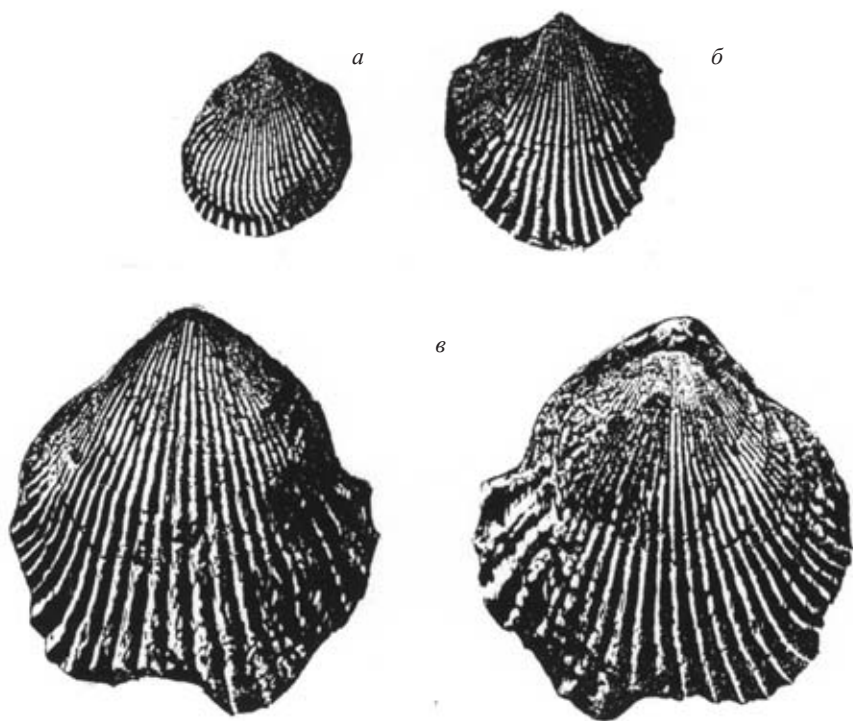


Рис. 8. Асимметрия формы раковины у ринхонеллиды *Peregrinella multica rinata* (Lamarck): а, б — брюшные створки, в — целая раковина с сочлененными створками; готеривский ярус верхнего мела Польши (Biernat, 1957).

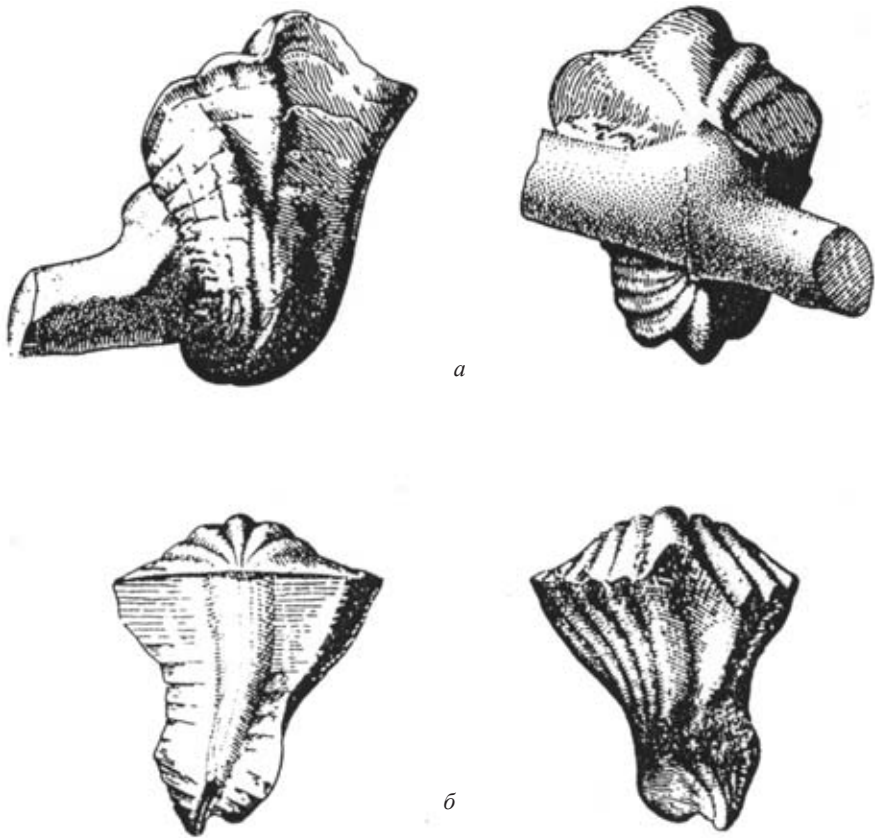


Рис. 9. Спириферида *Cyrtina heteroclita intermedia* Oehlert: *a* – прикрепление ареей брюшной створки к колонии табулят; *б* – асимметричная форма раковины; средний девон, живетский ярус Кузнецкого бассейна (Иванова, 1962).

ножкой. В дальнейшем, из-за механического давления друг на друга растущих раковин, их форма искажается (рис. 8).

Случаи деформации раковины вследствие прикрепления к неровному субстрату у ископаемых брахиопод также нередки.

Иванова (1962, 1971) отмечала искажение формы раковины у спириферид *Cyrtina heteroclita intermedia* Oehlert из живетского яруса среднего девона Кузнецкого бассейна, прикрепляющихся ареей к неровной поверхности ветвей табулят (рис. 9). П. Коппер (Copper, 1978) наблюдал подобное изменение формы брюшной створки у атрипид *Davidsonia verneuillii* Bouchard-Chatereaux в связи с ее цементацией к поверхности табуляты.

Наиболее подробно типы асимметрии формы раковины, связанные с характером поверхности и расположением места прикрепления индивидуума, рассмотрены Ж. Михаликом (Michalík, 1976) на примере вида

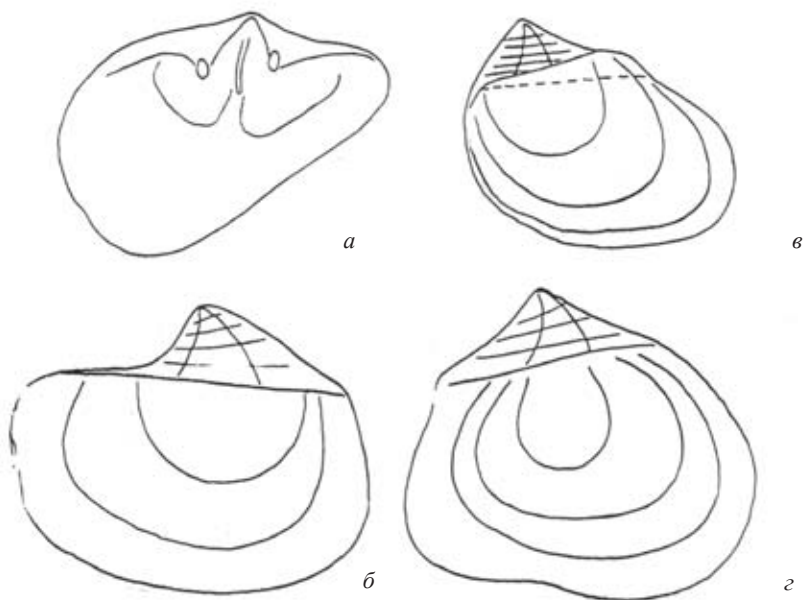


Рис. 10. Типы асимметрии у тецидеиды *Thecospira haidingeri* (Suess), прирастающей к раковине теребратулиды *Rhaetina Waagen*, из верхнего триаса Западных Карпат: *а* – при прикреплении вблизи переднего края теребратулиды, *б* – при цементации к бородам на раковине теребратулиды, *в* – при косом прикреплении к поверхности раковины теребратулиды, *г* – при прирастании в области задней комиссуры теребратулиды (Michalík, 1976, с изменениями).

Thecospira haidingeri (Suess) отряда Thecideida из верхнего триаса Западных Карпат. Мелкие раковины этого вида прирастают брюшной створкой к разным участкам поверхности раковины более крупной теребратулиды *Rhaetina Waagen*. Тип деформации раковины тецидеиды обуславливался положением места ее прикрепления. У индивидуумов, прикрепляющихся вблизи места зияния раковины хозяина, в процессе роста передний край постепенно занимает позицию, параллельную переднему краю теребратулиды (рис. 10*а*). В данном случае асимметрия, по-видимому, обусловлена также направлениями пищевых потоков, создаваемых теребратулидой. Другой тип деформации раковины тецидеиды связан с ее цементацией к бороздам или морщинам на поверхности раковины хозяина (рис. 10*б*). В этой ситуации при редукции латерального роста наблюдается спиральная деформация раковины, которая была необходима для сохранения постоянного соотношения длины боковых частей и переднего края. Асимметрию раковины тецидеиды вызывало также косое прирастание к плоской поверхности раковины хозяина, которое препятствовало нормальной артикуляции и росту раковины *Th. haidingeri* и способствовало ротации спинной створки (рис. 10*в*). При прирастании тецидеиды в районе задней

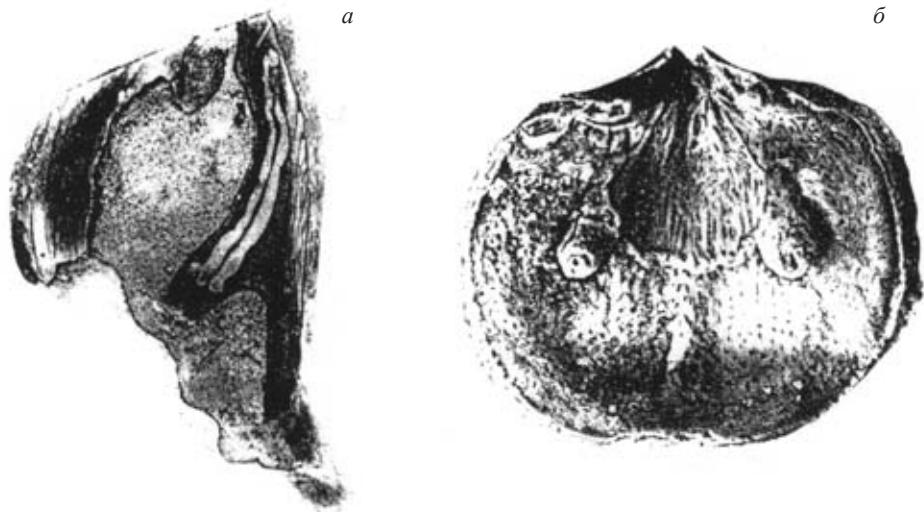


Рис. 11. Следы жизнедеятельности червеобразного паразита на раковине атрипиды *Atrypa zonata* Schnug из живетского яруса среднего девона Свентокшских гор Польши: *a* – в виде канальцев в толще брюшной створки, $\times 8$, *б* – в виде выростов на внутренней поверхности брюшной створки, $\times 4$ (Biernat, 1961).

комиссуры теребратулиды происходила слабая ротация ее спинной створки, вызванная давлением со стороны другой створки теребратулиды при артикуляции (рис. 10 ϵ).

Нарушение симметрии у брахиопод обычно проявляется одновременно как на наружных, так и на внутренних структурах, но иногда асимметричны только внутренние образования, связанные с системой фильтрации, как это было показано выше, у ныне живущего вида теребратулид *Macandrevia cranium* с неравномерно развитыми ветвями плектолофа. В то же время отмечены случаи обратного соотношения проявления наружной и внутренней асимметрии. Как уже говорилось, у современной теребратулиды *Platidia davidsoni* строение лофофора остается симметричным при нарушении симметрии формы раковины. То же самое наблюдается у теребратулиды *Terebratula transversa* (Sowerby) из мела Англии (Elliott, 1947) и у меловой ринхонеллиды *Peregrinella multicarinata* (Biernat, 1957).

Эгер и Ригз (Ager, Riggs, 1964) рассматривали три возможные основные причины нарушения билатеральной симметрии у брахиопод, ни одна из которых, по мнению самих же авторов, не является полностью удовлетворительной и исчерпывающей: тесное поселение, активность паразитов и врожденный дефект развития. При этом авторы отмечают, что, хотя прямой связи между асимметрией и наличием эпифаунных элементов не наблюдается, существует вероятность присутствие нефоссилизированных паразитов.

Возможную роль паразитов в нарушении симметрии у современных брахиопод предполагала и Аткинс (Atkins, 1959), однако эти предположения не подтверждены наблюдениями. Более того, наличие наиболее явных следов присутствия паразитов у брахиопод не вызывало асимметрию. Так, у атрипиды *Atrypa zonata* Schnur из отложений живецкого яруса Свентокшиских гор Польши обнаружены следы жизнедеятельности червеобразного паразита в виде канальцев, просверленных в толще брюшной створки (рис. 11а) и выростов на ее внутренней поверхности (рис. 11б). Этот паразит описан Биернат (Biernat, 1961) в качестве нового рода и вида *Diorygma atrypophilia* проблематичного организма, условно отнесенного к полихетам. Отмечено, что присутствие паразита не нарушало нормального роста всех наружных и внутренних структур раковины и у образцов атрипид со следами канальцев не наблюдались отличия ни в форме раковины, ни в строении внутренних структур по сравнению с теми образцами, в которых они отсутствовали.

В качестве паразитов у некоторых брахиопод существовали также микроскопические сверлящие водоросли, широко распространенные от палеозоя до ныне. Следы их сверления были обнаружены у представителя отряда *Chonetida* – *Chonetina artiensis* Krotow из отложений артинского яруса нижней перми Среднего Урала в виде очень мелких отверстий на поверхности раковины, собранных в ряды, образующие ветвистый рисунок, никак не ориентированный по отношению к частям раковины (Афанасьева, 1977). Наличие этих паразитов никак не отражалось на симметрии наружного и внутреннего строения раковины. Подобные следы микроскопических сверлящих водорослей были обнаружены также на раковинах двустворчатых моллюсков. По мнению С.В. Максимовой (1977) эти водоросли могли играть только роль биофактора в образовании органогенного детрита.

Многочисленные случаи обрастания наружной поверхности раковин брахиопод мшанками, серпулидами, мелкими брахиоподами и другими представителями эпифауны, соотношения с которыми скорее можно квалифицировать как комменсализм, также не вызывают заметного нарушения симметрии в строении брахиопод.

Что же касается роли врожденного дефекта развития в асимметрии брахиопод, то его механизм практически не рассмотрен на современном материале и не может быть охарактеризован на ископаемом материале.

Следовательно, в качестве относительно достоверной причины нарушения симметрии в строении брахиопод, среди указанных Эгером и Ригсом, может быть принята только теснота поселения, которая, несомненно, влияет на неравномерность развития, но сама по себе, скорее всего, является одним из результатов воздействия условий существования прикрепленного бентоса.

Представляется, что нарушение билатеральной симметрии в анатомии и морфологии брахиопод происходили под воздействием более общих, топических и трофических факторов, определяющих особенности строения представителей сидячего бентоса скученных рифовых сообществ, в которые входят брахиоподы.

О.Н. Зезина (1976 и др.) считает, что для успешного существования современных брахиопод необходимо достаточное количество органических частиц и кислорода в морской воде и ее умеренная турбулентность. Для большинства ископаемых брахиопод, по-видимому, оптимальными были такие же условия. Х. МакКэммон (McCammon, 1969), наблюдавшая процесс питания у семи видов современных замковых брахиопод в лабораторных условиях, пришла к выводу, что их основной пищей являются органические частицы, находящиеся в морской воде в растворенном или коллоидном состоянии, высокая концентрация которых необходима для нормальной жизни этих животных. При этом, отмечая сравнительно скромную роль среди морских фильтраторов современных брахиопод по сравнению с ископаемыми, она тоже полагает, что современные и древние представители класса могли процветать в одних и тех же условиях. Это предположение кажется приемлемым, так как возможные причины сокращения разнообразия ныне живущих брахиопод по сравнению с ископаемыми, в особенности с палеозойским, не связаны с изменениями адаптаций группы, а объясняются единым типом биологической организации артикулят, во все времена осуществлявшим сходный, ограниченный набор специфических адаптаций, что не позволило им скомпенсировать пермо-триасовое вымирание (Афанасьева, Невеская, 1994).

В современных морях наиболее благоприятные условия существования для сидячего бентоса создаются в районах коралловых рифов и прилегающих к ним участков шельфа благодаря тому, что в рифовых экосистемах процессы биогеохимического круговорота веществ происходят во много раз интенсивнее, чем в окружающих водах морского дна, а также благодаря их высокой продуктивности и оптимальному кислородному режиму (Сорокин, 1977, 1990). Отмечено, что рифы влияли на развитие биоразнообразия. Так, подсчитано, что около 40 % таксонов беспозвоночных фанерозоя появились именно в рифовых фациях (Заварзин, Рожнов, 2011). Сравнительный анализ современных и древних рифовых сооружений показал, что, несмотря на различия в морфологии рифовых построек и в составе организмов рифостроителей, в разные геологические эпохи на Земле могли существовать сходные типы рифовых обстановок (Преображенский, 1986). Брахиоподы входили в состав рифовых сообществ всего фанерозоя, начиная с раннего кембрия. Они являлись характерными фильтраторами палеозойских рифов, достигнув наибольшего расцвета в девоне (Соррег, 1974) и были постоянно представлены

в дальнейшем среди обитателей позднепалеозойских и мезо-кайнозойских рифов. По-видимому, рифовые фации и седиментационно с ними связанные прилегающие части шельфа в целом могут рассматриваться в качестве наиболее благоприятной среды обитания для многих бентосных фильтраторов, в том числе для брахиопод.

Нарушение симметрии характерно для обитателей современных скученных сообществ коралловых рифов. В этих условиях изменения формы раковины и фильтрующего аппарата, подобные таковым у брахиопод, происходят и у двустворчатых моллюсков, например, у тридакн, у которых наблюдается сильное укорочение передней комиссуры и резкое изменение положения тела (Ager, 1965). У баянусов также отмечено изменение формы скелета (Зевина, 1972). При этом асимметрия может носить массовый и в какой-то мере «типовой» характер, как это отмечено у циклотирид. В одном и том же биотопе можно встретить много особей с одним и тем же нарушением нормального строения. Асимметричные формы могут даже местами преобладать по численности по сравнению с особями того же вида, имеющими ненарушенную симметрию. У обитателей рифовых фаций наряду с изменениями внешней формы асимметрия часто выражается в неравномерном развитии внутренних органов, находящихся в симметричных частях тела. Именно это явление и наблюдается у брахиопод в нарушении симметрии лофофора, который в норме состоит из двух одинаковых рук, расположенных по обе стороны от оси симметрии. Частичная редукция лофофора, по-видимому, объясняется тем, что более мощные фильтраторы рифовых сообществ создают токи воды, несущие биогены, которые используются менее мощными фильтраторами, в том числе брахиоподами. Направление такого тока воды может обуславливать преимущественное развитие определенной части лофофора. Какая из рук лофофора при этом гипертрофируется, а какая редуцируется, вероятно, зависит от положения данного индивидуума по отношению к направлению пищевого потока.

Таким образом, билатеральная симметрия в наружном и внутреннем строении, характерная в целом для брахиопод, в ряде случаев нарушается главным образом у обитателей современных и древних рифовых сооружений вследствие скученности поселения и неровности субстрата. Асимметрия может носить случайный единичный характер или относительно постоянный массовый характер. Нарушение в развитии лофофора или даже полная редукция одной из его сторон и гипертрофия другой, наблюдаемая у некоторых ринхонеллид, атрипид и теребратулид, по-видимому, связана с положением брахиопод относительно направлений пищевых потоков, создаваемых более мощными, чем брахиоподы, фильтраторами, населяющими рифы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А.* 1981. Ревизия рода *Chonetina* (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. № 1. С. 49–53.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* 1994. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий / Сб. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 101–108.
- Заварзин Г.А., Рожнов С.В.* 2011. Рифы в эволюции гео-биологических систем. Постановка проблемы. Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы / М.: ПИН РАН. С. 4–25.
- Зевина Г.Б.* 1972. Обрастания в морях СССР. М.: изд-во МГУ. 214 с.
- Зезина О.Н.* 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138 с.
- Иванова Е.А.* 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Изд-во АН СССР. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).
- Иванова Е.А.* 1962. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М.: Изд-во АН СССР. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 88).
- Иванова Е.А.* 1971. Введение в изучение спириферид. М.: Наука. 105 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 126).
- Максимова С.В.* 1977. Роль биофактора в образовании детритусовых известняков / Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиоценозы и условия осадконакопления. Новосибирск: Наука. С. 98–103.
- Пахневич А.В.* 2012. Изменчивость и популяционная экология. Изменчивость раковин и размерно-возрастной состав популяций высокоширотных брахиопод Северного полушария. LAP Lambert publ. 289 с.
- Преображенский Б.В.* 1986. Современные рифы. М.: Наука. 244 с.
- Сорокин Ю.И.* 1977. Сообщества коралловых рифов / Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. С. 133–155.
- Сорокин Ю.И.* 1990. Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука. 503 с.
- Ager D.V.* 1965. The adaptation of Mesozoic brachiopods to different environments // Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology. V. 1. № 2. P. 143–172.
- Ager D.V., Riggs E.A.* 1964. The internal anatomy, shell growth and asymmetry of a Devonian spiriferid // J. paleontol. V. 38. № 4. P. 749–760.
- Asgaard U.* 1968. Brachiopod paleoecology in Middle Danian limestones at Fakse, Denmark // Lethaia. V. 1. № 2. P. 103–121.
- Atkins D.* 1959. The growth stages of the lophophore of the brachiopods *Platidia Davidsoni* (Eudes Deslongchamps) and *P. anomioides* (Philippi) with notes of the feeding mechanism // J. mar. biol. ass. U.K. V. 38. P. 103–133.
- Atkins D.* 1960. A new species and genus of Brachiopoda from Western approaches, and the growth stages of the lophophore // J. mar. biol. ass. UK. V. 39. P. 71–89.

- Atkins D.* 1960. A note of *Dallina septigera* (Lovén), (Brachiopoda, Dallinidae) // *J. mar. biol. ass. UK.* V. 39. P. 91–99.
- Atkins D.* 1961. The growth stages and adult structure of the lophophore of the brachiopods *Megerelia truncate* (L.) and *M. echinata* (Fischer et Oehlert) // *J. mar. biol. ass. UK.* V. 41. P. 95–111.
- Biernat G.* 1957. On *Perigrinella multicarinata* (Lamarck) (Brachiopoda) // *Acta palaeontol. pol.* V. 2. № 1. P. 19–50.
- Biernat G.* 1961. *Dyorigma atrypophilia* n. gen., n. sp. – a parasitic organism of *Atrypa zonata* Schnur // *Acta palaeontol. pol.* V. 6. № 1. P. 17–28.
- Brookfield M.E.* 1973. The life and death of *Tornquirhynchia inconstans* (Brachiopoda, Upper Jurassic) in England // *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology.* V. 13. P. 241–259.
- Cooper G.A.* 1957. Paleocology of Middle Devonian of eastern and central United States // *Geol. soc. amer. mem.* 67. P. 249–278.
- Cooper G.A.* 1959. Genera of Tertiary and Recent rhynchonelloid brachiopods // *Smithsonian miscell. coll.* V. 139. № 5. P. 1–90.
- Copper P.* 1967. Morphology and distribution of *Kerpina* Struve (Devonian *Atrypida*) // *Paläont. z.* Bd 41. № 1/2. S. 73–85.
- Copper P.* 1974. Structure and development of Early Paleozoic reefs / *Proc. 2 coral reef symp.* 1. Great barrier reef committee. Brisbane. P. 365–386.
- Copper P.* 1978. Devonian atrypoids from Western and Northern Canada. Western and Arctic Canadian biostratigraphy // *Geol. ass. Canada. Spec. pap.* №18. P. 289–331.
- Elliott G.F.* 1947. The development of a British Aptian brachiopod // *Proc. geol. assoc.* V. 58. P. 144–159.
- Elliott G.F.* 1948. Evolutionary significance of brachial development in terebratelloid brachiopods // *Ann. mag. nat. hist. Ser. 12.* № 5. P. 297–317.
- Fischer P., Oehlert D.P.* 1892. Mission scientifique du Cap Horn (1882–83). Brachiopodes // *Bull. soc. hist. nat. autun.* V. 5. P. 295.
- Lee D.E.* 1978. Aspects of ecology and paleoecology of the brachiopod *Notosaria nigricans* (Sowerby) // *Roy. soc. N. Z.* V. 8. № 4. P. 395–417.
- Manceñido M.O., Owen E.F., Sun Dong-Li, Dagys A.S.* 2002. Superfamily Hemithyridoidea // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H. Brachiopoda. Revised. V. 4. Univ. Kansas press. P. 1327–1369.
- McCammon H.* 1969. The food of articulate brachiopods // *J. paleontol.* V. 43. № 4. P. 976–985.
- Michalik J.* 1976. Two representatives of *Strophomenida* (Brachiopoda) in the uppermost Triassic of the West Carpatians // *Geol. zborn. Slov. akad. vied.* V. 27. № 1. P. 79–96.

CASES OF BILATERAL SYMMETRY BREAKING IN BRACHIOPODS

G.A. Afanasyeva

The cases of variation from bilateral symmetry in several groups of articulate brachiopods from different geological ages including recent forms are observed. Asymmetry is usually found among the inhabitants of reef facies and mainly concerns the shape of shell, lophophore, brachidium and cardinalium. Typically, changes in internal and external structures occur simultaneously, rarely only the shape of shell or the inner shell structure is distorted. Symmetry breaking can be due to lack of space in the brachiopod settlements, with the shape of the attachment surface of the individuals and with the directions of feed streams in the environment.

Keywords: brachiopods, symmetry breaking, lophophore, brachidium, cardinalium, the shape of shell, reef facies.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ СИММЕТРИИ ИГЛОКОЖИХ: ОТ ПЕРВИЧНОЙ БИЛАТЕРАЛЬНО-АСИММЕТРИЧНОЙ МЕТАМЕРИИ К ПЕНТАМЕРИИ

С.В. Рожнов

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

Радиальная симметрия иглокожих появилась сначала в амбулакральной системе во время формирования замкнутого или подковообразного со сближенными концами амбулакрального кольца, а затем охватила другие системы органов. Ее возникновение было связано направленному усилению асимметрии у билатерально-асимметричных трехсегментных предков иглокожих и доведению этого процесса до логического конца – замыкания исходной метамерии в цикломерию. Постепенное разрастание гидроцеля в онтогенезе отражено в билатерально-асимметричной теке и числе радиальных амбулакральных каналов карпозойных иглокожих. При достижении стадии подковообразно разросшегося вокруг глотки гидроцеля с тремя отходящими амбулакральными каналами произошло замыкание гидроцеля в амбулакральное кольцо или тесное сближение концов подковы. Это определило первичную трехлучевую симметрию, которая в результате раздвоения двух радиальных каналов сразу же превратилась в пятилучевую симметрию модели 2-1-2. Это событие произошло не раньше позднего венда, когда, видимо, у первых билатерий впервые стали появляться придатки тела, и не позже раннего кембрия, судя по находкам самых древних скелетных останков иглокожих в атдабанском ярусе. Перестройка модели пятилучевой симметрии из модели 2-1-2 в настоящую пятилучевую симметрию с пятью отходящими непосредственно от амбулакрального кольца щупальцами произошло в результате перемещения раздвоения щупалец на более ранние стадии и равномерного распределения пяти зачатков по амбулакральному кольцу. Это событие было приурочено к ордовику.

Ключевые слова: иглокожие, симметрия, пентамерия, метамерия, асимметрия.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение симметрии организмов, соотношения у них основных элементов симметрии и их сравнительный анализ у разных таксонов получило название проморфологии (Беклемишев, 1964). С точки зрения этого направления сравнительной морфологии иглокожие представляют наибольший интерес, так как у них сочетается наибольшее число типов симметрии, которые накладываются на глубокую асимметрию. У современных иглокожих радиальная симметрия, обычно пятилучевая, с соответствующими ей плоскостями и осью симметрии сочетается с билатеральностью и метамерией. Три пары целомов закладываются на ранних стадиях, но развиваются неодинаково справа и слева, что отражает глубокую асимметрию в строении иглокожих. Эту асимметрию подчеркивает и спиральная форма кишечного тракта у многих иглокожих, закрученного в норме по часовой стрелке у морских лилий, морских ежей и голотурий. Этой «внутренней» асимметрии современных иглокожих в той или иной степени соответствует билатерально-асимметричное строение скелета у карпозойных иглокожих – солют, стилофор, цинкт – и спиральное расположение амбулакров у геликоплакоидей. Билатерально-асимметричные карпозойные иглокожие, или, по крайней мере, некоторые из них, рассматриваются многими авторами как предковые формы пятилучевых иглокожих (Smith, 2005; Jefferies, 1986). Убедительность такой филогении наталкивается на трудности однозначной интерпретации морфологии многих форм, особенно стилофор. Примером может служить многолетняя полемика Джеффриса и его учеников со сторонниками аулакофорной интерпретации стилофор (Jefferies, 1986; Ubaghs, 1967; Parsley, 1997; Parsley et al., 2012; David et al., 2000; Lefebvre, 2000). Кроме того, пятилучевые иглокожие появились несколько раньше в геологической летописи, чем их билатерально-асимметричные формы. Этот аргумент, вкупе с некоторыми морфологическими признаками, позволил предположить, что билатерально-асимметричные формы произошли от радиально-симметричных в результате педоморфоза (Sumrall, Wray, 2007). Это предположение не кажется достаточно убедительным, потому что различие во времени появления пятилучевых и асимметричных форм в геологическом масштабе незначительно и может быть связано с неполнотой геологической летописи, а морфологические различия между такими формами слишком велики. Нет и демонстрирующих процесс такого глубокого педоморфоза переходных форм. Тем не менее, эти же доводы свидетельствуют и против того, чтобы считать карпозойных иглокожих непосредственными предками пятилучевых иглокожих. Поэтому, кажется более вероятным, что карпозои не являются непосредственными предками пятилучевых иглокожих, но их строение отражает основные моменты становления радиальной симметрии. Исходя из этого предполо-

жения мы и будем анализировать становление радиальности. Для такого анализа не имеет значения, произошли ли отдельные формы известных в настоящее время карпозой напрямую от непосредственных предков радиально-симметричных иглокожих, или они произошли непосредственно от уже сформированных радиально-симметричных иглокожих пedomорфным путем. И в том, и в другом случае они отражают особенности становления пентамерии у иглокожих. Исходя из этого предположения, мы попытаемся обосновать взаимосвязь различных типов симметрии у иглокожих и последовательную обусловленность их появления в эволюции иглокожих.

ПОДХОД К ПРОБЛЕМЕ

Симметрия может быть одинаковой у очень разных организмов (рис. 1). Но пути ее становления, как в индивидуальном, так и в историческом развитии, могут сильно различаться.

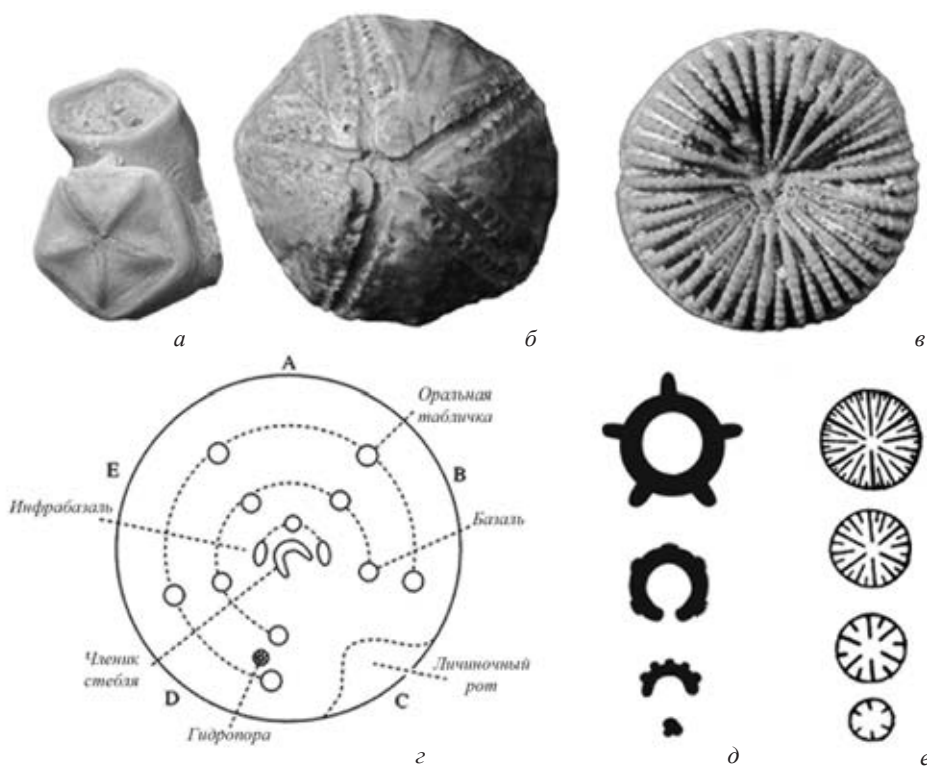


Рис. 1. Радиальная симметрия у иглокожих и кораллов: *a* – *Cyathocystis*, вид сверху, верхний ордовик Эстонии; *б* – схема подковообразной стадии развития амбулакрального кольца в онтогенезе морской лилии и расположения на этой стадии скелетных элементов (по Вугу, 1888); *в* – rugose coral *Palaeocyclus porpita*, вид сверху, силур Готланда; *г* – схема заложения септ у кораллов (по Бондаренко, Михайлова, 2006).

Например, у кораллов радиальная симметрия формируется последовательным делением полости тела септами на камеры. У иглокожих радиальная симметрия получается разрастанием исходного гидроцеля с появившимися радиальными зачатками радиальных амбулакральных каналов вокруг пищевода и замыкания его в амбулакральное кольцо, от которого симметрично отходят обычно пять радиальных амбулакральных каналов. Именно симметрия амбулакрального кольца определяет развитие радиальной симметрии в остальной части тела. Поэтому реконструкции строения гидроцеля у древнейших иглокожих требуется уделить особое внимание. У современных иглокожих мы можем детально изучить онтогенез и на этом основании выявить особенности морфогенеза симметрии. На ископаемом материале обычно доступны для изучения наиболее поздние стадии развития скелета. По возрастной изменчивости можно описать эти поздние стадии развития скелета и других систем органов, которые на нем отражены и таким образом реконструировать поздний онтогенез с той или иной полнотой.

Другой подход связан с изучением аберрантных форм, которые представляют собой результат отклонения индивидуального развития от его обычной траектории. Аберрантные формы могут быть представлены редкими экземплярами в индивидуальной изменчивости вида, могут быть выражены как самостоятельные таксоны, иногда высокого ранга, например, малые классы иглокожих. Но по ним мы можем судить о тех или иных особенностях более раннего онтогенеза, обычно прямо не отраженного на взрослых стадиях. Это связано с тем, что многие аберрации возникают в результате педоморфоза и других гетерохроний, выводящих во взрослую стадию глубокие черты развития или показывающие возможность дальнейшего развития признака в будущем. Реконструкция становления особенностей симметрии в онтогенезе ископаемых форм путем изучения возрастной изменчивости и при помощи анализа аберрантных форм и сравнение этих особенностей с современными формами может дать ключ к реконструкции ее становления в историческом развитии.

РАДИАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ ИГЛОКОЖИХ

Радиальная симметрия у иглокожих преимущественно пятилучевая. Она охватывает не все тело целиком, а лишь отдельные системы: амбулакральную систему, нервные системы, скелет и некоторые другие. В скелете радиальная симметрия определяется, прежде всего, расположением амбулакров, то есть пищевоборных желобков или подобных структур с проходящими вдоль них радиальными амбулакральными каналами. Эти структуры могут входить в состав теки или выходить за нее в виде рук или брахиол. В первом случае они непосредственно определяют симметрию скелета, а во втором они определяют ее опосредованно, через оральные таблички близ ротового отверстия, между которыми амбулакры проходят

до места выхода за пределы теки. В филогенезе иногда можно наблюдать постепенное распространение пятилучевой симметрии от этих табличек на всю теку в порядке появления табличек в онтогенезе (Sprinkle, 1973; Rozhnov, 2002). Акцентируя внимание на роли амбулакров в организации пятилучевой симметрии, Hotchkiss (1998) представил интересную модель “ray-as-appendages” происхождения пентамерии у иглокожих. Тем не менее, радиальная симметрия определяется, прежде всего, числом радиальных амбулакральных каналов, отходящих от амбулакрального кольца, то есть порядком симметрии амбулакрального кольца. Поэтому, ставя вопрос о происхождении пятилучевой симметрии у иглокожих, мы должны в первую очередь ответить на вопрос о происхождении пятилучевой симметрии амбулакрального кольца. После появления такой симметрии амбулакрального кольца, процесс ее распространения на другие системы органов, во всяком случае, скелета, может быть прослежен на ископаемом материале. В онтогенезе радиальная симметрия амбулакрального кольца появляется в результате разрастания его зачатка (левого гидроцеля) вокруг будущей глотки (передне-задней оси тела) по часовой стрелке и замыкания этого зачатка в кольцо. Для такого кругового развития амбулакрального кольца Minsuk et al. (2009) ввели понятие циркуморальной оси, модель которой включает сегментацию кольца на пять секторов. Другими словами, симметрию разрастающегося зачатка кольца можно представить в виде искривленной метамерии, в конце концов замкнувшейся в цикломерию (Rozhnov, 2002, 2012). Таким образом, цикломерия иглокожих появляется как развитие метамерии путем ее искривления в результате асимметричного роста, при котором передний конец развивающегося зачатка достигает заднего конца зачатка и срастается с ним. В результате мешковидный гидроцель преобразуется в замкнутое амбулакральное кольцо. Этот тип появления радиальной симметрии резко отличается от такового у кораллов, у которых радиальная симметрия появляется в результате последовательно деления полости тела (рис. 1). При метамерном росте зачатка амбулакрального кольца периодически от него отходят зачатки радиальных амбулакральных каналов.

У современных элевтерозойных иглокожих, в понимании Самрела (Sumrall, Sprinkle, 1998), включающих морских ежей, морских звезд, офиур и голотурий, пять амбулакров начинаются непосредственно у ротового отверстия (рис. 2). Самрел (Sumrall, Wray, (2007) назвали это настоящей пятилучевой симметрией. У многих палеозойских иглокожих непосредственно от рта отходят три амбулакра, а два других получают разветвлением двух из трех исходных на некотором расстоянии ото рта в пределах теки. Это так называемая фундаментально билатеральная модель 2-1-2 расположения амбулакров (рис. 3). Такая модель хорошо отражена в строении оральных табличек, три из которых соединяются концами в центре, а концы двух других до центра не доходят. Это может свидетельствовать о том, что непо-

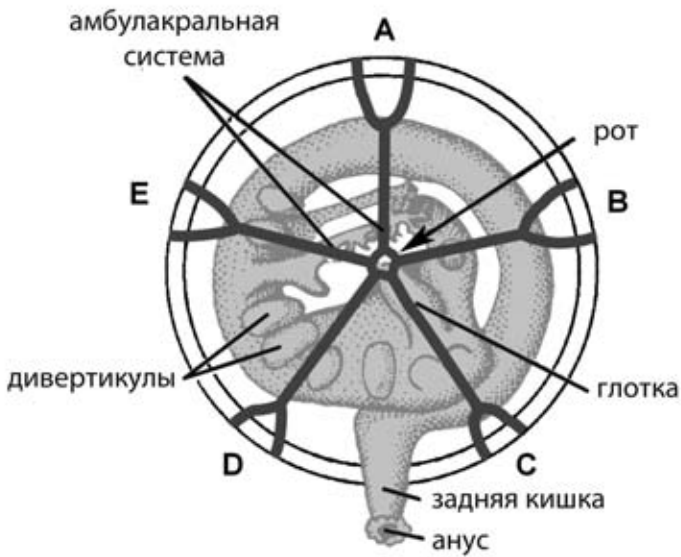


Рис. 2. Схема строения амбулакральной системы (пятилучевая симметрия) и пищеварительной системы (спираль) у морской лилии (по Ubaghs, 1967).

средственно от амбулакрального кольца отходило три радиальных канала. Кроме бластозойных иглокожих и эдриоастероидей, строение оральных табличек по модели 2-1-2 известно у морских лилий. Но у современных морских лилий от амбулакрального кольца непосредственно отходят пять амбулакральных каналов, как и у элевтерозойных иглокожих. Из этого можно сделать вывод, что у предков морских лилий, или, по крайней мере, у их исходных представителей, непосредственно ото рта отходило три амбулакра, что и определило 2-1-2 модель строения оральных табличек. В дальнейшем, когда от амбулакрального кольца стало отходить уже пять радиальных каналов, это не повлияло на аранжировку оральных табличек.

Можно согласиться с Самрелом (Sumrall, Wray, 2007), что редукция числа амбулакров у бластозойных иглокожих и криноидей происходила в результате педоморфоза. Закономерности морфологических изменений при педоморфозе соответствуют обратному порядку появления соответствующих структур в онтогенезе. В большинстве случаев порядок появле-



Рис. 3. Пятилучевая симметрия модели по модели 2-1-2 у эдриоастероидеи *Krama* (девон Ленинградской области).

ния амбулакров в онтогенезе у древних пятилучевых иглокожих был однотипным, судя по данным об онтогенезе эдриоастероидей (Bell, 1975, 1976), глиптоцистидных ромбифер (Sumrall, Sprinkle, 1999; Sumrall, Shumacher, 2002; Broadhead, Sumrall, 2003), и гогиидных эокриноидей (Parsley, Zhao, 2007): сначала развивались два боковых раздваивающихся в дальнейшем амбулакра, соответствующие В+С справа и D+E слева, затем появлялся амбулакр А и на конечной стадии раздваивались боковые амбулакры (Sumrall, Wray, 2007). Поэтому, если такой порядок появления амбулакров в онтогенезе не был изменен в силу специальных причин, то схемы, предложенные Самрелом (Sumrall, Wray, 2007) для аберрантных по числу амбулакров бластозой и криноидей может быть вполне соответствующим действительности. Но нас интересует процесс перехода от строения амбулакров по модели 2-1-2 к настоящей пятилучевой симметрии. Возможно, он был различным и независимым при возникновении планов строения основных клад элевтерозой – морских ежей, морских звезд, офиур, голотурий и офиоцистий – и у криноидей. Для морских лилий возможный механизм такого перехода, основанный на данных по онтогенезу современных морских лилий и морфологии их палеозойских представителей, уже был предложен (Rozhnov, 2002, 2012). Этот механизм заключается в перемещении закладки всех пяти амбулакральных каналов на ранние стадии онтогенеза амбулакрального кольца (рис. 4а–в). Соответственно, и разветвление амбулакральных каналов перемещается на самые ранние стадии появления каналов. Возможно, что у некоторых клад элевтерозойных иглокожих после этого происходит постепенное и равномерное распределение радиальных каналов по всей окружности растущего амбулакрального кольца, приводящее к характерной для них настоящей пятилучевой симметрии. Но у морских лилий это происходило иначе, путем метамерного, сериального роста всего зачатка с пятью первичными щупальцами: зачаток амбулакрального кольца с появившимися пятью первичными щупальцами (зачатками амбулакральных каналов) повторял себя пять раз вплоть до замыкания в амбулакральное кольцо. В результате такого метамерного роста в каждом радиусе оказывалось по пять радиальных каналов. Это отражено в онтогенезе современных морских лилий в виде закладывающихся пяти щупалец в каждом радиусе амбулакрального кольца (Иванова-Казас, 1978). При дальнейшем росте четыре щупальца в каждом радиусе редуцируются, по два с каждой стороны от центрального щупальца, которое развивается дальше в радиальный амбулакральный канал. У некоторых палеозойских диспаридных морских лилий все или значительная часть закладывающихся в онтогенезе щупалец могла развиваться в радиальные каналы у взрослых особей, формируя множество рук, отходящих от каждой радиальной таблички. Результатом именно такого развития можно объяснить формирование множественных рук у девонского *Anamesocrinus* (по пять на каж-

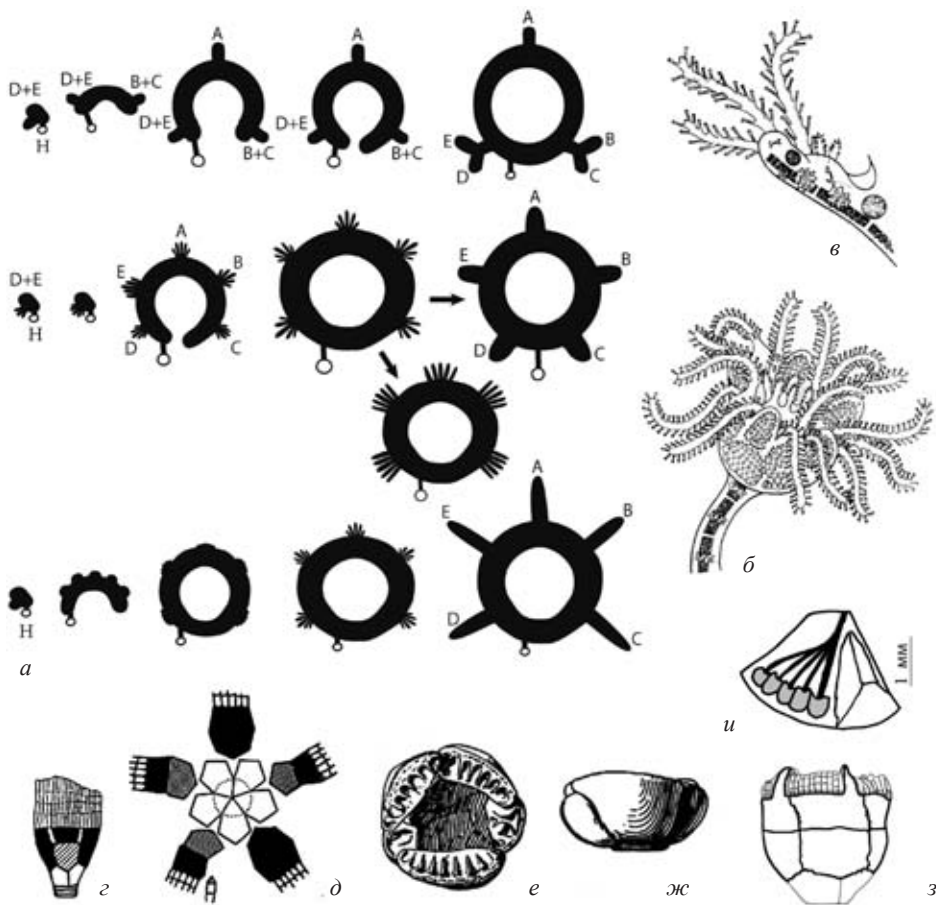


Рис. 4. Вероятная схема возникновения совершенной пятилучевой симметрии у криноидей (а), нижний ряд – последовательность формирования амбулакальной системы в онтогенезе у предков морских лилий по модели 2-1-2, средний ряд – возможная последовательность формирования амбулакальной системы у палеозойских криноидей, отраженная в строении некоторых педоморфных многоруких диспаридных криноидей; верхний ряд – схема формирования амбулакальной системы у современных морских лилий; б, в – пентакриноусовая стадия в индивидуальном развитии *Antedon rosacea* и зачаток руки с пятью первичными щупальцами на этой стадии (по Thomson, 1875); многорукие ископаемые палеозойские морские лилии *Anamesocrinus* (г-д), *Allagecrinus* (е-ж); формирование многорукости ветвлением радиальных каналов, отраженное на дистальной поверхности радиальных табличек у *Acolocrinus* (з-и).

дой радиальной табличке) и позднепалеозойских аллагекринид и катиллокриноид с разным количеством рук на радиальных табличках (рис. 4г-и). Появление такого строения именно в результате отхождения множественных радиальных каналов непосредственно от амбулакального кольца у этих морских лилий доказывается их сравнением с множественными руками у *Acolocrinus* – рода неясного систематического положения. В строении 188

этого рода видно, что на каждой радиальной табличке множественные фасетки для прикрепления рук образуются в результате серии сближенных ветвлений единого амбулакра, подходящего к радиальной табличке.

Таким образом, строение и взаимное расположение амбулакров позволяет достаточно убедительно реконструировать строение амбулакрального кольца, число и расположение отходящих от него радиальных каналов. Среди бластозой, криноидей и элевтерозой реконструируется последовательность развития амбулакральной системы от амбулакрального кольца с тремя отходящими от него радиальными каналами, два из которых затем ветвятся близ кольца (модель 2-1-2) к амбулакральному кольцу с пятью радиальными каналами, отходящими от него непосредственно (зрелая пятилучевая симметрия). Отклонения от пятилучевой симметрии среди этих групп в большинстве случаев можно объяснить педоморфозом и другими гетерохрониями (Rozhnov, 2002; Sumrall, Wray, 2007). При таких отклонениях от пятилучевой симметрии в большинстве случаев не затрагивается замкнутость амбулакрального кольца – оно остается замкнутым, о чем можно судить по сохранению пятилучевой симметрии окружающих рот табличек и изменчивости числа амбулакров у близких таксонов. Проблема возникновения замкнутого амбулакрального кольца с тремя отходящими от него амбулакрами требует рассмотрения морфологии иглокожих в целом, включая карпозойных иглокожих, по мнению многих исследователей первично не имевших радиальной симметрии (Jefferies, 1997; Smith, 2005).

Предположение Самрела (Sumrall, Wray, 2007) о том, что карпозойные иглокожие с одним или двумя амбулакрами произошли в результате педоморфоза пятилучевых форм не кажется убедительным из-за уникального строения этих форм, их изменчивости и отсутствия переходных форм. В любом случае, рассматривая этих иглокожих как глубоко педоморфные формы, произошедшие от пятилучевых форм, необходимо согласовать наличие уменьшенного числа амбулакров с возможным строением амбулакрального кольца (замкнутый или незамкнутый) и с процессом элевации (перемещение рта с переднего конца тела на задний), имевшего место у всех пятилучевых иглокожих. Вызывает большое сомнение, что у карпозойных иглокожих гидроцель мог иметь форму замкнутого кольца и что рот у них в онтогенезе перемещался с заднего на передний конец. Против замкнутости амбулакрального кольца свидетельствует стабильное число амбулакров у каждого клада карпозой, не меняющееся даже в виде редких aberrаций. Против существования у них в онтогенезе процесса элевации свидетельствует отсутствие среди них соответствующим образом искривленных aberrантных форм, существующих среди эокриноидей и криноидей (Rozhnov, 1994, 2002). Тем не менее, для исследования происхождения пятилучевой симметрии тот или иной взгляд на филогению этих иглокожих не имеет принципиального значения, так как педоморфные изменения

повторяют в обратном порядке прямую последовательность становления тех или иных структур. Поэтому мы должны обратить внимание на то общее, что имеется в морфологии и симметрии карпозойных и радиально-симметричных иглокожих. Основной проморфологической общностью у них является широкое и фундаментальное развитие в их строении метамерии (сериальности) и асимметрии. Рассмотрим это подробнее.

МЕТАМЕРИЯ

Метамерия характерна ярко и разнообразно проявляется в отдельных органах и частях тела взрослых иглокожих. Метамерным строением обладают амбулакры и интерамбулакры морских ежей, стебель и руки морских лилий, стебель и брахиолы многих бластозойных иглокожих, руки морских звезд офиур, амбулакры голотурий. Но для всех иглокожих наиболее характерна глубокая исходная трехраздельная метамерия, хорошо выраженная в эмбриональном развитии иглокожих и строении их личинок, где она представлена в виде трех пар целомов, последовательно расположенных вдоль передне-задней оси тела. Такое расположение целомов характерно не только для личинок иглокожих, но и для многих других билатерий, в том числе и взрослых. Поэтому последовательное расположение трех пар целомов вдоль передне-задней оси иногда называют архимерией.

Передне-задняя ось легко определяется у билатеральных животных по расположению рта и ануса. У радиально-симметричных иглокожих правильно определить эту ось сложнее из-за спирально-закрученного пищеварительного тракта. Здесь на помощь приходит выявление последовательности экспрессии Нох-генов. В индивидуальном развитии позвоночных, цефалохордовых и туникат кластер из 13 Нох-генов экспрессируется коллинеарно вдоль передне-задней оси. Под коллинеарностью понимается соответствие последовательности активации генов порядку расположения генов в кластере: чем ближе к 3' концу кластера находится ген, тем раньше он активируется. Эта временная коллинеарность определяет последовательность территорий, различающихся набором работающих Нох-генов, что позволяет говорить и о пространственной коллинеарности: чем ближе к 3' концу кластера находится Нох-ген, тем раньше он активируется и тем более переднее положение вдоль передне-задней оси будет располагаться домен его экспрессии. Таким образом, передне-заднюю ось можно характеризовать последовательностью доменов экспрессии Нох-генов. Этот подход для определения передне-задней оси иглокожих и предложил использовать Петерсон (Peterson et al., 2000). Опираясь на тот факт, что у личинок морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus* самый постериорный Нох 11/13b, являющийся маркером постериорной гомологии вторичноротых, экспрессируется в парных соматоцелях зачатка (rudiment) взрослого тела морского ежа, они определили направление передне-задней оси у взрослого морского ежа от рта к задним целомам. Это

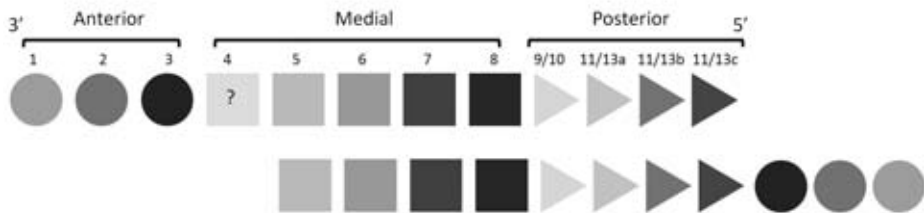


Рис. 5. Пространственная и временная коллинеарность Нох-генов у иглокожих в традиционном порядке от 3' конца хромосомы к 5' (верхний ряд) и возникшая в результате транслокации и инверсии передней группы по направлению к 5'концу (нижний ряд) (по Cameron et al., 2006; Mooi, David 2008).

соответствует традиционной орально-аборальной оси (Minsuk et al., 2009). При этом целому у взрослых иглокожих, в отличие от парного расположения справа и слева у полухордовых, оказываются расположенными в стопку: впереди производные гидроцель, за ними производные левого соматоцеля и далее производные правого соматоцеля. Такое расположение и отвечает передне-задней оси взрослых иглокожих (David, Mooi, 1998; Peterson et al., 2000). Вместе с тем, направление оси у части взрослых иглокожих резко отличается от направления оси их билатеральных личинок: почти на 180° у криноидей и на 90° у морских ежей и офиур.

Другая важная особенность экспрессии Нох-генов у иглокожих наблюдается у наиболее полно изученных с этой точки зрения морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus*, где наблюдается обратный по сравнению с другими типами билатерий порядок активации и расположения передних Нох-генов в хромосоме: самая передняя группа Нох кластера, состоящая из Нох1, Нох2, Нох3, перенесена по к 5' концу кластера и перевернута (Cameron et al., 2006) (рис. 5). Среди других классов такого нарушения порядка в кластере Нох-генов не зафиксировано. Тем не менее, Муи (Mooi, David, 2008) полагает, что такое нарушение расположения Нох-генов в кластере будет в дальнейшем обнаружено у представителей всех классов иглокожих, так как по их мнению этот дизордер, как они называют это нарушение, мог возникнуть не случайно, а быть специальным способом построения совершенно иной по сравнению с личинкой симметрией взрослого организма.

По нашему мнению, инверсия в расположении трех передних Нох-генов и их транслокация к 5' концу кластера не обязательно должны быть обнаружены во всех классах современных иглокожих, так как этот дизордер является не причиной изменения симметрии иглокожих в филогенезе, а следствием этого процесса (Рожнов, 2012). Действительно, для всех радиально-симметричных иглокожих физиологически необходимо перемещение рта с переднего на задний конец тела после их прикрепления преоральной лопастью при при переходе их к сидячему образу жизни в филогенезе. В онтогенезе современных морских лилий перемещение рта

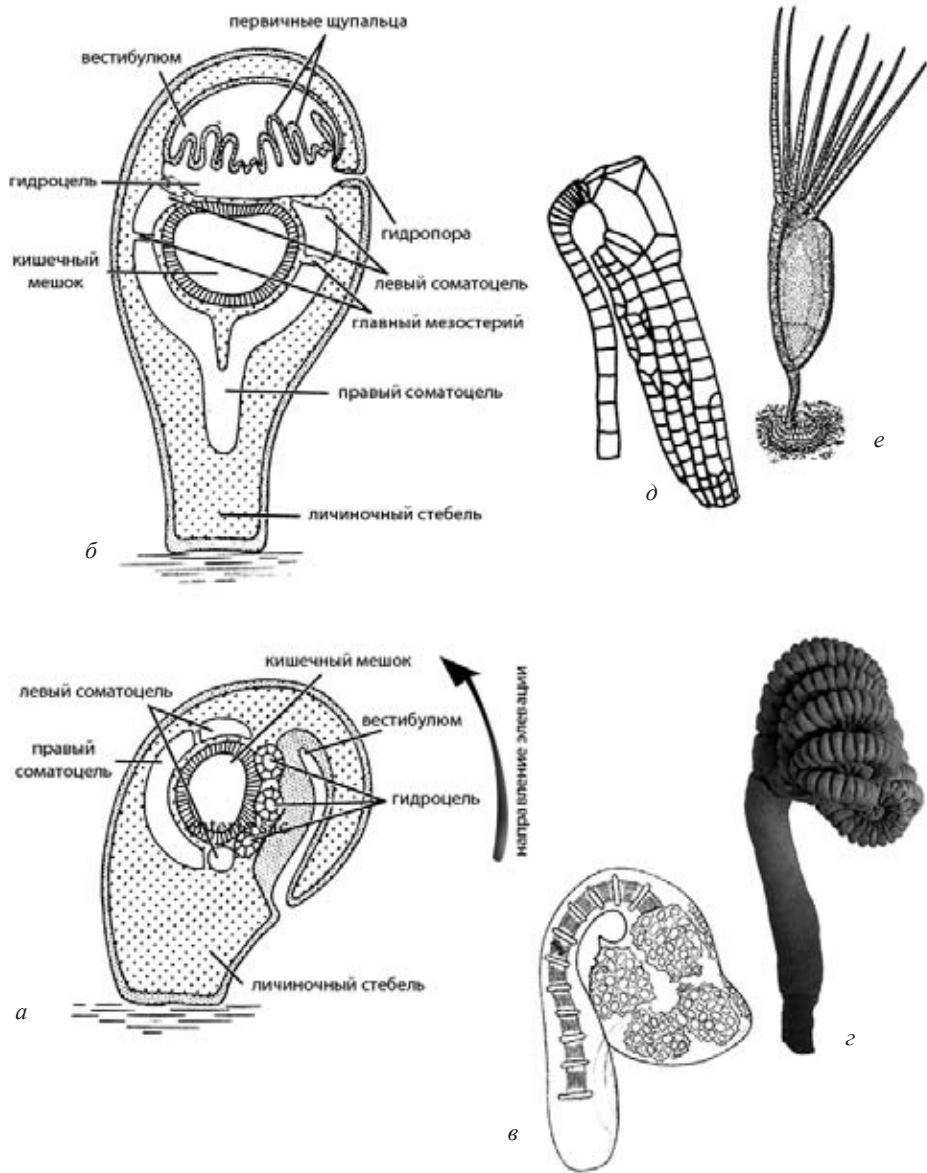


Рис. 6. Процесс элевации у морских лилий и aberrантные формы криноидей и эо-криноидей: (а-б) – схема процесса элевации у криноидей и поздняя стадия (в) aberrантного развития морской лилии *Antedon* (after Barrois, 1888), г – циррокриноидная криноида *Gymnocrinus recheri* (современная), д – диспаридная криноида *Halisiocrinus* (ордовик) и эокриноида *Rhipidocystis* (ордовик).

на задний конец достигается в результате процесса элевации, проходящего постепенно и приводящего к «выпрямлению» передне-задней оси тела и переориентации направления будущего рта (рис. 6). Этот процесс 192

у морских лилий проходит на довольно поздних стадиях метаморфоза и регулируется, очевидно, не непосредственно Нох-генами, а более поздними стадиями иерархически разворачивающегося каскада генной сети. Поэтому у морских лилий возможны аберрации с незаконченным процессом элевации, выражающиеся в искривлении тела животного. На основе таких аберраций могут возникать таксоны довольно высокого систематического уровня, например, палеозойские кальцеокринацеи и мезокайнозойские ложковидные циртокриниды (Rozhnov, 1994, 2002). Непрямой онтогенез морских ежей в этой части значительно изменен по сравнению с морскими лилиями. Взрослый организм развивается из рудимента, формирующегося на левой стороне личинки. Это означает, что начальная и конечная стадии процесса элевации сближены и включены в базисный план строения зачатка, регулируемого уже непосредственно передними Нох-генами. Это, видимо, стало возможным только благодаря соответствующему согласованию морфологической инверсии оральной части развивающегося морского ежа с изменением пространственной и временной коллинеарности передних Нох-генов, обеспеченной транслокацией и инверсией порядка их расположения в кластере Нох-генов.

Таким образом, резкое различие в билатеральной симметрии личинки и пентарадиальной симметрии взрослого организма не является основанием для реконструкции резкого перехода от билатерального метамерного предка к пятилучевому потомку в филогенезе иглокожих. Между билатеральной метамерной исходной симметрией и пентамерией, сменившими друг друга в историческом развитии иглокожих, должна существовать некая связь и некоторые постепенные переходы. Такая морфогенетическая связь выявляется в нарушении билатеральности и развитии асимметрии.

АСИММЕТРИЯ

Богатая симметрия у иглокожих сочетается с глубокой асимметрией. У взрослых организмов асимметрия выражена, прежде всего, в закручивании пищеварительной системы по часовой стрелке. Спиральной закрученности кишечника есть некоторое соответствие в расположении табличек теки у некоторых эокриноидей, отражающее спиральную последовательность их возникновения. У формирующихся личинок асимметрия ярко выражена в неодинаковом развитии правых и левых целомов. Асимметрии целомов развивающихся личинок есть некоторое соответствие в морфологии древних карпозойных иглокожих.

Для большинства карпозойных иглокожих характерно именно билатерально-асимметричное тело. Существуют разные взгляды на происхождение и филогенетические взаимоотношения карпозоа. Я придерживаюсь мнения, что они отражают особенности становления радиально-симметричных иглокожих, хотя и не являются их прямыми предками. Суще-

ствует и противоположная точка зрения, согласно которой они произошли в результате педоморфоза пятилучевых иглокожих (Sumrall, Wray, 2007). Этой гипотезе противоречат многие факты. Но не буду здесь с ней спорить по существу, так как для разрабатываемой темы это не имеет большого значения: педоморфные изменения отражают, только в обратном порядке, становление морфологии изучаемых организмов.

Асимметрия, присущая иглокожим, является их фундаментальной характеристикой. Она не менее характерна для иглокожих, чем пятилучевая симметрия. Появление асимметричного строения иглокожих из-за редукции правых переднего и среднего целома и связанных с ними структур обычно связывают с тем, что их отдаленный билатерально-симметричный предок лег на дно боковой стороной. При этом часть исследователей, например, Джеффри (Jefferies, 1986), считает, что предки иглокожих легли на дно правой стороной, а другие, например, Холланд (Holland, 1988), наоборот, левой. В результате филогенетической стадии жизни на боку редуцировались передний и средний правые целома, а задний правый целом переместился на левую сторону. В результате такого лежания на боку, по мнению этих авторов, сформировалось характерное расположение целома друг за другом, стопкой. На следующей стадии развития иглокожие, по их мнению, вернулись к своему первоначальному положению исходной брюшной стороной к грунту и прикрепились преоральной лопастью. Прикрепление привело к развитию радиальной симметрии, характерной для многих прикрепленных фильтраторов. Закрепилась преимущественно пятилучевая симметрия, оказавшаяся, как многие полагают, наиболее адаптивной. Таковы самые общие классические представления о формировании пятилучевой симметрии иглокожих, которые фактически лишь формально, слишком механистически трактуют появление асимметрии не отвечают на вопрос о механизме появления именно пятилучевой симметрии. Поэтому подойдем к проблеме формирования асимметрии и пятилучевой симметрии с иной стороны.

Других данных, кроме асимметричного развития целома, свидетельствующих о существовании стадии жизни иглокожих на боку, нет. Поэтому можно предположить, что предки иглокожих никогда не были по-настоящему билатеральными животными и асимметричное развитие правой и левой стороны тела было им присуще с момента формирования билатеральности. Именно развитие этой первичной асимметрии привело, по нашему мнению, как к появлению билатерально-асимметричных карпозойных иглокожих, так и, через доведение асимметричного развития до своего логического конца – закручивания и замыкания метамерии в цикломерию, к формированию радиально-симметричных иглокожих.

Асимметрия могла быть присуща их предкам с самого начала процесса формирования морфологической и морфогенетической организации билате-

рий. Это можно обосновать следующим образом (рис. 7). Для появления билатеральности необходимо обособление переднего конца, определяющего передне-заднюю ось, и индивидуализация нижней и верхней стороны, определяющих дорзо-вентральную ось. Появление этих осей маркирует сагиттальную плоскость, позволяющую различать правую и левую стороны тела. Но морфогенетически выраженная правая и левая сторона появляется тогда, когда их формирование становится в той или иной степени обособленным друг от друга, то есть когда морфогенез правой и левой сторон становится разделенным, модульным. Это аналогично развитию метамеров. Настоящая метамерия появляется тогда, когда их развитие становится в какой-то степени самостоятельным, то есть модульным. Так и развитие правой и левой стороны тоже должно стать в той или иной степени модульным у настоящих билатеральных животных. Для формирования строго билатерально-симметричных животных между развитием правых и левых модулей должна появиться система, строго регулирующая одинаковое и согласованное развитие правой и левой стороны тела. Если такая система согласованного развития недостаточно строгая, то спонтанно формируются асимметричные формы. Появление билатерально-симметричного тела было необходимо для прямолинейного движения животных и для легкости управления целенаправленным движением. Билатерально-асимметричное тело имеет другие преимущества при слабых возможностях управления движением: они в этом случае движутся по спирали, без риска случайно покинуть участок с хорошими для них условиями. Поэтому при возникновении билатерий могли одновременно появиться билатерально-симметричные и билатерально-асимметричные формы. При функциональном использовании асимметрии формируются генетические механизмы, регулирующие степень и характер асимметрии. Эти регуляторные системы, как и сама асимметрия, могли развиваться и достигать оптимальной степени проявления и автономности, формируя модульную организацию правых и левых структур.

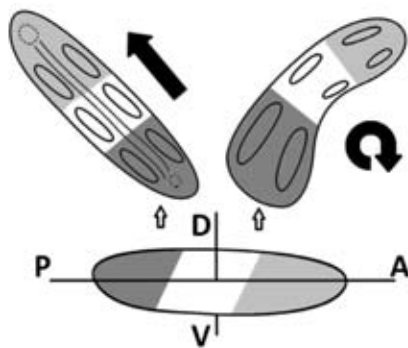


Рис. 7. Схема возникновения асимметрии на ранних стадиях развития билатерий в результате спонтанных нарушений.

Модульная организация правых и левых морфологически структур дает возможность асимметрии развиваться до своего возможного предела. Пределом асимметричного развития полное исчезновение структуры с одной стороны путем ее редукции или перемещения на другую сторону, и разрастание аналогичной структуры на другой стороне, логиче-

Модульная организация правых и левых морфологически структур дает возможность асимметрии развиваться до своего возможного предела. Пределом асимметричного развития полное исчезновение структуры с одной стороны путем ее редукции или перемещения на другую сторону, и разрастание аналогичной структуры на другой стороне, логиче-

ским завершением морфологических преобразований которой является разрастание вокруг некоторой оси вплоть до замыкания и превращения в замкнутое кольцо или шар.

Все иглокожие в норме левосторонние животные, так как правые целомы редуцируются или перемещаются в левую сторону. Конкретные причины фиксации именно такой левой асимметрии у иглокожих требуют специального изучения. В большинстве изученных случаев фиксированной асимметрии у других групп животных и растений оказывается, что такой фиксации асимметрии предшествует случайно (*random*) ориентированный асимметричный фенотип (Levin, Palmer, 2007). Вероятно, такая фиксация левосторонности у иглокожих произошла еще у их бесскелетных предков. Об этом свидетельствует редкость случаев *situs invertus* у взрослых иглокожих (Ubaghs, 1967; Smith, Arbizu, 1987), хотя различные случаи экспериментального получения их у личинок современных иглокожих достаточно обычны (Иванова-Казас, 1978).

Такие общие рассуждения позволяют предположить, что подковообразное разрастание вокруг пищевода зачатка левого гидроцеля и дальнейшее его замыкание в амбулакральное кольцо является итогом нарастающего развития асимметрии, которое началось с билатерально-асимметричных предков иглокожих. Этот процесс асимметризации после прикрепления иглокожих к грунту преоральной лопастью стал сопровождаться перемещением рта с переднего на задний конец тела (элевация). Это закономерно привело в конечном итоге к типичному строению пентамерных иглокожих. Архаическое разнообразие неприкрепленных исходных иглокожих с билатерально-асимметричным развитием была источником разнообразия жизненных форм карпозойных иглокожих.

РЕКОНСТРУКЦИЯ СТРОЕНИЯ ГИДРОЦЕЛЯ У ИСКОПАЕМЫХ ИГЛОКОЖИХ

У всех современных взрослых иглокожих гидроцель замкнут в амбулакральное кольцо с отходящими от него радиальными кольцевыми каналами. Амбулакральный кольцевой канал в онтогенезе развивается из мешковидного зачатка. Поэтому можно предположить, что и в филогенезе такое амбулакральное кольцо развивалось из мешковидного исходного гидроцеля. Реконструкция формы и положения гидроцеля у древних иглокожих предполагает, что формирование замкнутого амбулакрального кольца в филогенезе должно было пройти ряд стадий от простого амбулакрального мешка с одной рукой через подковообразный, разросшийся вокруг пищевода, незамкнутый канал к полностью замкнутому амбулакральному кольцу с пятью радиальными каналами. Этапы его развития, на мой взгляд, отражены в морфологии раннепалеозойских иглокожих (рис. 8). Ископаемой группой, маркирующей существование у иглокожих исходного меш-

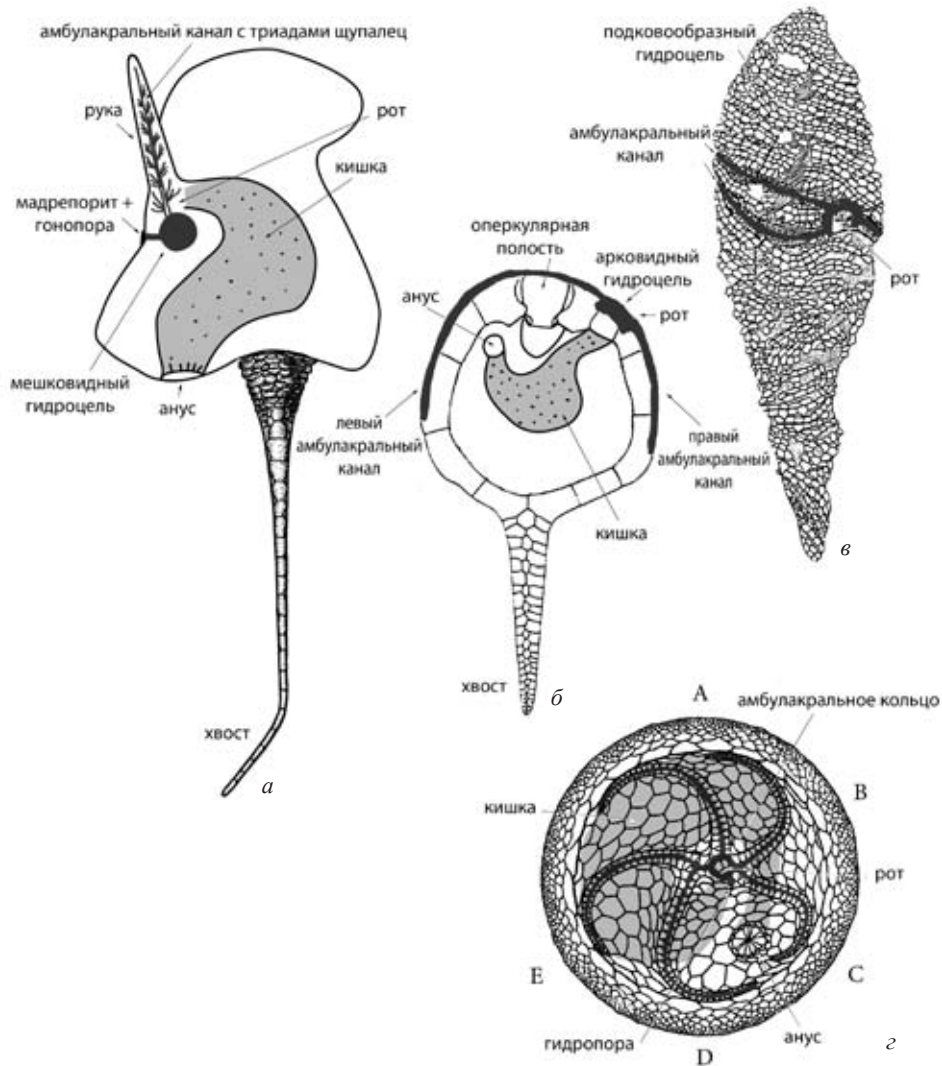


Рис. 8. Схема строения тела билатерально-асимметричных, первично трехлучевых и пятилучевых иглокожих: *а* – солюта *Maennilia*; *б* – цинкта *Trochocystites*, *в* – геликоплакоидея *Helicoplacus* и эдриоастероидея *Isorophus*. Черным показано наиболее вероятное строение амбулакальной системы. Точками покрыто возможное положение пищеварительного тракта.

ковидного гидроцеля с отходящей от него единственным амбулакральным каналом, на мой взгляд, являются солюты. Это представление не может изменить находка древнейшего представителя солют с маленьким прикрепительным образованием на конце стелы (Daley, 1996), заставившая многих согласиться с мнением, что это однорукое пельматозойное иглокожее, давшее начало эокриноидеям или, наоборот, возникшее от них педоморфо-

зом (Parsley, 1997; Sumrall, Wray, 2007). По моему мнению, прикрепительное образование этих иглокожих гомологично, скорее задней части хвоста полухордовых, которой некоторые из них могут временно прикрепляться. И совсем негомологично прикрепительной подошве личинок современных морских лилий, так как в противном случае мы должны были бы обнаружить хотя бы у аберрантных или ювенильных экземпляров солют следы элевации – перемещения зачатка ротового отверстия с переднего конца личинки на задний конец.

Кроме того, замкнутое амбулакральное кольцо здесь мало вероятно, так как в противном случае мы находили бы среди солют формы с несколькими руками. Это, кстати, одно из возражений как мнению о происхождении солют педоморфозом от пятилучевых иглокожих, так и мнению, что солюты являются примитивными эокриноидеями. К такому же выводу о первичном отсутствии у солют пентамерии приводит их сравнение с однорукими криноидеями. Какова бы не была степень редукции рук у морских лилий, кольцевое строение канала у них не менялось, не редуцировалось до мешка в одном радиусе. Об этом свидетельствует сохраняющаяся радиальная аранжировка скелета чашечки и присутствие единственной руки совсем не в том радиусе, откуда начинается рост гидроцеля.

У цинкт два амбулакра, причем правый заметно короче левого. Здесь мы предполагаем, что амбулакральный мешок разросся и стал вытянутым, охватывая снизу, вентрально, ротовое отверстие (рис. 8б). У них же наблюдается искривление пищеварительного тракта, что следует из переднего расположения ануса слева от рта. Это свидетельствует о скоррелированности разрастания гидроцеля, увеличения числа амбулакров и усиления асимметрии.

Согласованность этих процессов подтверждается и морфологией трехлучевого, согласно интерпретации Дерстлера (Derstler, 1985), геликоплакоида (рис. 8в). Происхождение их от пятилучевых эдриоастероидей редукцией двух амбулакров (Sprinkle, Wilbur, 2005) кажется маловероятным. Эти раннекембрийские иглокожие одни из самых древних и являются, видимо, иглокожими с первичной трехлучевой симметрией. При трех амбулакрах, амбулакральный мешок с необходимостью должен приобрести подковообразную форму, причем с весьма сближенными концами а, возможно, и замкнуться в кольцо. Таким предположением можно объяснить разный характер формирования первых трех амбулакров (последовательное увеличение) и двух оставшихся (разветвление первых появившихся амбулакров) в исходной модели пентамерной симметрии иглокожих (2-1-2).

При пяти амбулакральных каналах гидроцель преобразуется в замкнутый кольцевой амбулакральный канал, как это видно у всех современных иглокожих. Причем, если количество лучей увеличивается или уменьшается, замкнутость кольцевого канала не меняется. Тем не менее, вполне возможно, что замыкание кольцевого канала произошло лишь при

возникновении зрелой пентамерии, с пятью амбулакральными каналами отходящими непосредственно от кольца. При исходной пентамерии 2-1-2 кольцевой канал мог быть не полностью замкнутым, а был лишь с тесно сближенными концами.

Например, не исключено, что незамкнутый кольцевой канал был у некоторых эдриоастероидей (рис. 8з). В пользу этого предположения свидетельствуют некоторые особенности их строения, например, нередко изогнутый перистом с вырезом в сторону интеррадиуса CD, смещенное от центра к радиусу D положение гидropoppy, симметричная изогнутость амбулакров у некоторых форм. Возможно, что часть бластозойных иглокожих (эокриноидеи, ромбиферы, паракриноидеи и другие) также имели незамкнутый кольцевой канал. Может быть, именно это обстоятельство определило возможность существования среди них форм с сильно уплощенной текой при широком диапазоне особенностей расположения амбулакров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возникновение первичной трехраздельной метамерии, характерной для личинок иглокожих, было функционально предопределено у первых билатерий – голова, туловище и хвостовая часть всегда функционально различаются. Их формирование регулируется последовательной экспрессией колинеарно расположенных в хромосоме регуляторных генов. Эта первичная трехраздельная метамерия и система генов, регулирующих ее формирование, не могла не оказать влияния на появление в замкнувшемся левом среднем целоме сначала трехлучевой, а потом и пятилучевой цикломерии. Преобразования билатерально-асимметричных трехсегментных форм в пентамерных иглокожих потребовало очень больших изменений в их морфологии и образе жизни. Основным вектором этого процесса было направленное усиление асимметрии, доведенное в гидроцеле до своего логического конца – разрастания по часовой стрелке вокруг пищевода и замыкания в трехсегментное амбулакральное кольцо с отходящими от него тремя радиальными полыми амбулакральными щупальцами. Ветвление двух из них вскоре после отхождения от амбулакрального кольца привело к появлению пятилучевой симметрии, организованной по модели 2-1-2, быстро распространившейся на аранжировку табличек теки. Столь значительные изменения в морфологии и симметрии произошло за короткое в геологическом масштабе время – в позднем венде, когда по нашему мнению у первых билатерий стали появляться первые придатки тела, и начале раннего кембрия до атдабанского яруса, когда в геологической летописи появились первые скелетные останки иглокожих. Перестройка модели пятилучевой симметрии из 2-1-2 в настоящую пятилучевую симметрию с пятью отходящими непосредственно от амбулакрального кольца щупальцами произошло в результате перемещения раздвоения щупалец на более

ранние стадии и равномерного распределения пяти зачатков по амбулаторальному кольцу. Это событие было приурочено к ордовику.

Таким образом, именно развитие первичной асимметрии иглокожих закономерно привело к радиальному строению их пищеварительной системы, а затем и остальной части тела. Выявление механизма такого влияния может быть интересной задачей эволюционной биологии развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Происхождение жизни и эволюция гео-биологических систем», гранта РФФИ, № 12-04-01750-а «Палеозойские истоки жизненных форм современных классов иглокожих» и гранта НШ-5928.2012.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. Т. 1, 2. М.: Наука. С. 1–432, 1–446.
- Иванова-Казас О.И. 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных: иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 163 с.
- Рожнов С.В. 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Barrois J. 1888. Development de la comatule (*C. mediterranea*) // Recueil zool. Suisse 8. P. 477–484.
- Bell V.M. 1975. Ontogeny and systematics of *Timeischytes castery*, n. sp.: an enigmatic Devonian edrioasteroids // Bull. amer. paleontol. V. 67. P. 33–56.
- Bell V.M. 1976. Phylogenetic implications of ontogenetic development in the class Edrioasteroidea (Echinodermata) // J. paleontol. V. 50. P. 1001–1019.
- Broadhead T.W., C.D. Sumrall. 2003. Heterochrony and paedomorphic morphology of *Sprinkleocystis ektopios*, new genus and species (Rhombifera, Glyptocystida) from the middle Ordovician (Caradoc) of Tennessee // J. paleontol. V. 77. P. 113–120.
- Bury H. 1888. The early Stages in the Development of *Antedon rosacea* // Philosophical trans. roy. soc. London (B). V. 129. P. 257–301.
- Cameron R.A., Rowen L., Nesbitt R. et al. 2006. Unusual gene order and organization of the sea urchin Hox cluster // J. experimental zool. (B). V. 306. P. 45–47.
- Chadwick H.C. 1907. *Antedon* // Proc. trans. Liverpool biol. soc. V. 21. P. 371–417.
- Daley P.E.J. 1996. The first solute which is attached as an adult; a Mid-Cambrian fossil from Utah with echinoderm and chordate affinities // Zool. j. Linnean soc. V. 117. P. 403–440.
- David B., Lefebvre B., Mooi R., Parsley R.L. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory // Paleobiology. V. 26. P. 529–555.
- David B., Mooi R. 1998. Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology / Echinoderms: San Francisco, 21–28, eds R. Mooi, M. Telford, Rotterdam/Brookfield: A.A. Balkema.

- Holland N.D.* 1988. The meaning of developmental asymmetry for echinoderm evolution: a new interpretation / Echinoderm phylogeny and evolutionary biology, eds C.R.C. Paul, A.B. Smith. Oxford. Clarendon Press. P. 13–25.
- Hotchkiss F.H. C.* 1998. A “ray-as-appendages” model for the origin of pentamerism in echinoderms // *Paleobiology*. V. 24. P. 200–214.
- Jefferies R.P.S.* 1986. The ancestry of the vertebrates. London: Brit. mus. (nat. hist.). 376 p.
- Jefferies R.P.S.* 1997. A defence of the calcichordates // *Lethaia*. V. 30. P. 1–10.
- Kesling R.V., Paul C.R.C.* 1971. Agostocrinus and Acolocrinus, two new Ordovician crinoids with peculiar ray and respiratory structures // *Contr. univ. Michigan mus. paleontol.* V. 23. № 14. P. 221–237.
- Lefebvre B.* 2000. Homologies in Stylophora: a test of the “calcichordate theory”. *Geobios*. V. 33. P. 359–364.
- Levin M., Palmer A.R.* 2007. Left-right patterning from the inside out: widespread evidence for intracellular control // *BioEssays*. V. 29. P. 271–287.
- Minsuk S.B., Turner F.R., Andrews M.E., Raff R.A.* 2009. Axial patterning of the pentaradial adult echinoderm body plan // *Development genes and evolution*. V. 219. № 2. P. 89–101.
- Mooi R., David B.* 2008. Radial Symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes // *Ann. rev. ecology, evolution, systematic*. V. 39. P. 43–62.
- Moore R.C.* 1940. New genera of Pennsylvanian crinoids from Kansas, Oklahoma and Texas // *Bull. sci. lab. Denison univ.* V. 35. P. 32–54.
- Moore R.C.* 1962. Ray structures of some inadunate crinoids // *Univ. Kansas paleontol. contr. Echinodermata*. Art. 5. P. 1–47.
- Parsley R.L.* 1997. The echinoderm classes stylophora and Homoiostelea: non Calciochordata / *Geobiology of echinoderms*. Paleontological soc. pap. Eds J.A. Waters, C.G. Maples. V. 3. P. 225–248.
- Parsley R.L., Rozhnov S.V., Sumrall C.D.* 2012. Morphologic and systematic revision of the solute *Maennilia estonica* (Homoiostelea, Echinodermata) from the Upper Ordovician of Estonia // *J. paleontology*. V. 86. № 3. P. 462–469.
- Parsley R.L., Zhao Y.* 2007. Long stalked eocrinoids in the basal Middle Cambrian Kaili Biota, Taijiang County Guizhou Province, China // *J. paleontology*. V. 80. P. 1058–1071.
- Peterson K.J., Arenas-Mena C., Davidson E.H.* 2000. The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: evidence from fossils and molecules // *Evolution and development*. V. 2. № 2. P. 93–101.
- Rozhnov S.V.* 1998a. The left-right asymmetry in echinoderms / *Echinoderms*. Eds R. Mooi, M. Telford. Rotterdam/Brookfield: A.A. Balkema. San Francisco. P. 73–78.
- Rozhnov S.V.* 1998b. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony / *Echinoderm research*. Eds M.D.C. Carnevali, F. Bonasoro. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 385–390.

- Rozhnov S.V.* 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. j.* V. 36. № 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V.* 2012. Development of Symmetry and Asymmetry in the Early Evolution of the Echinoderms // *Paleontol. j.* V. 46. № 8. P. 780–792.
- Rozhnov S.V., Jefferies R.P.S.* 1996. A new stem-chordate solute from the Middle Ordovician of Estonia // *Geobios.* V. 29. № 1. P. 91–109.
- Smith A.B.* 1999. Dating the origin of metazoan body plans // *Evolution and development.* V. 1. № 3. P. 138–142.
- Smith A.B.* 2005. The pre-radial history of echinoderms // *Geol. j.* V. 40. P. 255–280.
- Smith A. B.* 2008. Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan // *Evolution and development.* V. 10. № 4. P. 493–503.
- Smith A.B., Arbizu M.A.* 1987. Inverse larval development in a Devonian edrioasteroid from Spain and the phylogeny of the Agelacrinitidae // *Lethaia.* V. 20. № 1. P. 49–62.
- Smith A.B., Peterson K.J., Wray G., Littlewood D.T.J.* 2004. From bilateral symmetry to pentaradiality: the phylogeny of hemichordates and echinoderms / *Assembling the tree of life.* Eds J. Cracraft, M.J. Donoghue. P. 365–383.
- Sprinkle J.* 1973. Morphology and evolution of blastozoan echinoderms // *Harvard univ. mus. comp. zool. Spec. publ. Cambridge.* P. 1–283.
- Sprinkle J., Wilbur B.* 2005. Deconstructing helicoplacoids: Reinterpreting the most enigmatic Cambrian Echinoderm // *Geol. j.* V. 40. № 3. P. 281–293.
- Sumrall C.D., Shumacher G.A.* 2002. Cheirocystis fultonensis, a new glyptocystitoid rhombiferan from the Upper Ordovician of the Cincinnati Arch – comment on chei-rocrinid ontogeny // *J. Paleontology.* V. 76. P. 843–851.
- Sumrall C.D., Sprinkle J.* 1998. Phylogenetic analysis of living Echinodermata based on primitive fossil taxa / *Echinoderms.* Eds R. Mooi, M. Telford. Rotterdam/Brookfield: A.A. Balkema. San Francisco, P. 81–87.
- Sumrall C.D., Sprinkle J.* 1999. Early ontogeny of the glyptocystitid rhombiferan Lepadocystis moorei / *Echinoderm res.* 1998. Eds M.D.C. Carnevali, F. Bonasoro. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 409–414.
- Sumrall C.D., Wray G.A.* 2007. Ontogeny in the fossil record: diversification of body plans and the evolution of “aberrant” symmetry in Paleozoic echinoderms // *Paleobiology.* V. 33. № 1. P. 149–143.
- Swalla B.J., Smith A.B.* 2008. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives // *Philosophical trans. roy. soc. (B).* V. 363. P. 1557–1568.
- Thompson W.* 1865. On the embryology of *Antedon rosaceus* // *Philosophical trans. roy. soc. London.* V. 155. P. 513–544.
- Ubaghs G.* 1967. Stylophora. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S. Echinodermata. V. 1. № 2. P. S495–S565. Geol. soc. amer. univ. Kansas Press.

HISTORICAL DEVELOPMENT OF THE ECHINODERM SYMMETRY: FROM THE PRIMARY BILATERAL-ASYMMETRIC METAMERISM TO A PENTAMERISM

S.V. Rozhnov

Echinoderm radial symmetry at first appeared in ambulacral system during the formation of closed or horseshoe-shaped ambulacral ring, and then extended to other biological systems. Its appearance was due to directed enhancement of the asymmetry of bilateral-asymmetric three-segment echinoderm ancestors and, in the sequel, closing the initial metamerism to a cyclomerism. Gradual growth of a hydrocoel in ontogeny is noticeable in bilateral-asymmetric theca of carpozoan echinoderms and number of their ambulacral channels. When hydrocoel, growing around the gullet, reached a horseshoe-shaped stage with three ambulacral channels, it closed to an ambulacral ring (or the ends of a horseshoe approached tightly). It determined a primary thiradial symmetry, which then turned into a 2-1-2 pentaradial symmetry by splitting of two radial channels. It happened not earlier than late Vendian, when first bilaterians start to develop body outgrowths, and not later than early Cambrian, judging by the finds of the oldest echinoderm skeletal remains at the Atdabanian stage. Reorganization of the pentaradial symmetry model from 2-1-2-type to true pentaradial symmetry with five tentacles, which are outgoing directly from the ambulacral ring, occurred by shifting the tentacles splitting to earlier stages of ontogeny and regularly spaced distribution of five primordia along the ambulacral ring. This event took place in Ordovician.

Keywords: echinoderms, symmetry, pentamerism, metamerism, asymmetry.

СИММЕТРИЯ ГОЛОТУРИЙ (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)

А.В. Смирнов

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
e-mail: sav_11@inbox.ru*

В статье анализируются различные типы симметрии, свойственные классу Holothuroidea, которые отражают этапы эволюционного развития этой группы иглокожих, а также значение педоморфоза в их происхождении. Выдвинута гипотеза, объясняющая своеобразие строения амбулакальной системы голотурий разделением во времени и пространстве развития радиальных первичных шупалец и радиальных амбулакальных каналов. Приводятся данные в пользу гомологии радиальных амбулакальных каналов голотурий и радиальных амбулакальных каналов остальных Eleutherozoa.

Ключевые слова: голотурии, симметрия, педоморфоз, гетерохрония.

Класс голотурий (Holothuroidea) относится к подтипу свободноживущих иглокожих (Eleutherozoa) типа иглокожих (Echinodermata). Помимо Holothuroidea, к Eleutherozoa относятся три ныне живущих класса (Asteroidea – морские звезды, Ophiuroidea – змеехвостки и Echinoidea – морские ежи) и ряд вымерших классов. Все современные исследователи сходятся во мнении, что наиболее близки к классу Holothuroidea вымерший класс Ophiocystioidea и класс Echinoidea, которых иногда объединяют в группу Echinozoa. Достоверные остатки скелетных элементов голотурий описаны из ордовика (Reich, 2013).

Голотурии освоили почти все биотопы Мирового океана. Они встречаются от литорали до самых больших океанических глубин. Часто голотурии являются ведущими доминантными видами морских биоценозов, особенно в ультраабиссали (Беляев, 1989). Среди голотурий встречаются и сестонофаги и детритофаги. Они обитают как на поверхности грунта и относятся к эпифаунным животным, так и в толще грунта, и относятся к инфауне. Многие голотурии способны активно плавать, и ведут бентопелагический об-

раз жизни (Rogacheva et al., 2012), а виды *Pelagothuria natatrix* и *Eynpniastes eximia* (семейство Pelagothuriidae) перешли к пелагическому образу жизни.

Голотурии, как и остальные современные иглокожие, характеризуются: 1) наличием специализированной амбулакральной системы, которая развивается из левого мезоцеля личинок – гидроцеля; 2) кальцитовым скелетом состоящим из «монокристаллических» табличек; и 3) пятилучевой симметрией¹.

Голотурии имеют ряд своеобразных черт во внешнем и внутреннем строении. От остальных иглокожих голотурий отличают следующие признаки. 1) Продольная ось рот – анус у большинства ныне живущих голотурий расположена параллельно поверхности дна, а не перпендикулярно, как у остальных ныне живущих Eleutherozoa, что, по-видимому, является исходной для голотурий чертой. 2) Наличие эволютивного метаморфоза, при котором часть тканей личинки включается в состав тела взрослого животного. 3) Наличие специфической для голотурий личинки – аурикулярии. Она встречается в трех семействах голотурий – Synaptidae, Stichopodidae и Holothuriidae, у ряда представителей которых имеется жизненный цикл с двумя личиночными стадиями: планктотрофной питающейся личинки – аурикулярии и непитающейся личинки – долиолярии. 4) В онтогенезе у голотурий развивается только левый и правый метацили (соматоцили) и общий левый протомезоцель (аксогидроцель), а правые прото- и мезоцель не закладываются (рис. 1). 5) Взрослые формы голотурий имеют выраженные черты билатеральной симметрии. 6) Продольная билатеральная плоскость симметрии взрослой стадии онтогенеза голотурий соответствует билатеральной плоскости симметрии личинки. 7) Голотурии обладают специализированными органами добычи пищи – околоротовыми щупальцами, образующими венчик на переднем конце тела. 8) Пять первичных выростов левого среднего целома (гидроцеля) у голотурий дают начало 5 первичным щупальцам, а не радиальным амбулакральным каналам, как у других иглокожих, а собственно радиальные амбулакральные каналы развиваются позднее между ними. 9) Нервная система голотурий состоит из двух частей: эктоневральной и энтоневральной. Эктоневральная система представлена эктоневральным нервным кольцом и отходящими от кольца щупальцевыми нервами и 5 радиальными нервными тяжами. К 5 радиальным эктоневральным нервным тяжам с внутренней стороны плотно прилегают 5 гипоневральных радиальных нервных тяжей. Гипоневральное кольцо не развито. Эктоневральные и гипоневральные радиальные нервы соединя-

¹ Как совершенно справедливо показал С.В. Рожнов, когда речь идет о пятилучевой симметрии иглокожих «... вместо пятилучевой симметрии плана строения современных иглокожих в морфогенетический архетип всех иглокожих должно входить билатерально-асимметричное развитие личинки, в конечном счете приводящее к замыканию асимметричной метамерии в цикломерию» (Рожнов, 2010, с. 426).

ются при помощи невральных мостиков (Mashanov et al., 2006). Радиальные эктоневральные нервные стволы развиваются у голотурий из зачатка эктоневрального нервного кольца, а гипоневральные радиальные нервные стволы из базальной части эктоневрального нейроэпителия (Mashanov et al., 2007). 10) Эпиневральные каналы радиальных амбулакров, в отличие от морских ежей и офиур, развиваются не путем замыкания эпиневральных складок, а путем образования полости в ткани, лежащей кнаружи от радиальных нервов, без связи с наружным эпителием (Smiley, 1986). 11) У голотурий отсутствует как единая морфологическая структура осевой комплекс органов, который имеется у морских звезд, офиур и морских ежей. 12) У некоторых голотурий каменистый канал через ампулу связан с внешней средой, тогда как у ряда других форм такая связь отсутствует, и каменистый канал заканчивается слепо в стенке тела, либо свободно свешивается в полость тела. Наружная мадрепоровая пластинка у голотурий не развита, но на конце каменистого канала у них имеется небольшой обызвествленный мадрепорит. 13) Большинство голотурий обладают микроскопическим скелетом, состоящим из отдельных склеритов, тогда как остальные иглокожие имеют хорошо развитый скелет, состоящий из крупных пластинок (табличек). 14) В передней части тела у голотурий располагается известковое окологлоточное кольцо, характерное только для этого класса иглокожих. 15) Половая железа голотурий непарная, но подразделена на две части, лежащие по обе стороны медиодорсального мезентерия, и открывается наружу одним половым отверстием. У остальных иглокожих половая железа имеет пентамерное строение и состоит из полового рахиса и гонад, которые открываются наружу несколькими отверстиями. 16) Личиночная фаза онтогенеза голотурий исходно билатерально-асимметрична, а для взрослой стадии онтогенеза большинства голотурий свойственно пентарадиально-билатерально-асимметричное строение.

Голотурии обладают уникальным даже среди иглокожих сочетанием различных типов симметрий, которые они приобрели за время своего филогенетического развития и следы которых сохранили в онтогенезе. В становлении свойственного современным голотуриям пентарадиально-билатерально-асимметричного плана строения существенную роль сыграли процессы гетерохронии² и ее частного случая педоморфоза³.

Принято считать, что пятилучевые иглокожие произошли от билатерально-симметричных предков и следы этой билатеральной симметрии проявляются в билатеральном строении личинок. На самом деле личинки

² Де Бир определяет гетерохронию как филогенетическое изменение в начале или в ходе времени развития, так что появление или скорость развития признака в онтогенезе потомка либо ускоряется, либо задерживается относительно появления или скорости развития того же признака в онтогенезе предка (см. Gould, 1977).

³ Гулд (Gould, 1977) определяет педоморфоз как сохранение предковых ювенильных признаков на более поздних онтогенетических стадиях у потомков.

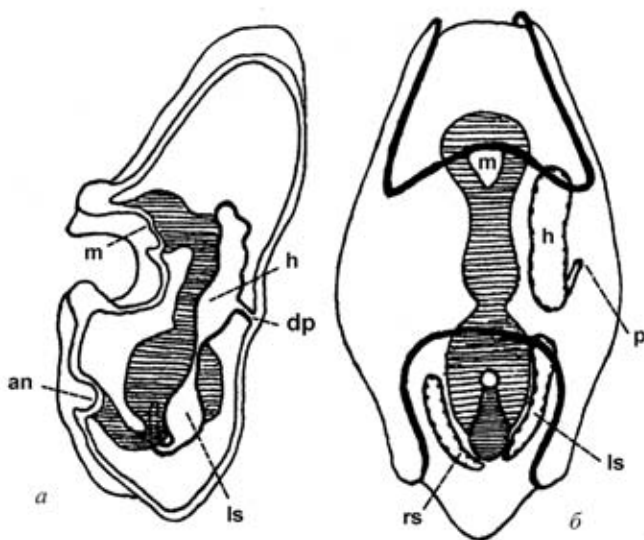


Рис. 1. Целомы аурикулярии: *a* – вид с левой стороны; *б* – вид с брюшной стороны. Обозначения: *an* – анус; *h* – аксогидроцель; *ls* – левый соматоцель; *m* – рот; *p* – пора аксоцеля; *rs* – правый соматоцель (по Selenka, 1876 из Давыдов, 1914).

иглокожих и, особенно личинки голотурий, никогда не являются строго билатерально-симметричными. Скорее им свойственна не билатеральная симметрия, а, по терминологии Рожнова (Рожнов, 2009), билатеральная асимметрия, которая выражается в неравномерном развитии правых и левых целомов личинок. Для личинок вторичноротых, к которым кроме иглокожих относятся типы Hemichordata, Tunicata и Chordata характерно развитие трех целомов: переднего протоцеля или аксоцеля; среднего мезоцеля (левый мезоцель у иглокожих обычно называют гидроцелем); и заднего метацеля или соматоцеля. У личинок голотурий развит только единый левый аксогидроцель в котором основную часть составляет гидроцель, а аксоцель представляет небольшой пузырёк и левый и правый соматоцели, причём левый соматоцель развит больше, чем правый. Правые прото- и мезоцель не развиты (рис. 1).

По признаку преимущественного развития левых целомов, свойственного также хордовым, иногда иглокожих объединяют с последними в группу Dexiothetica (Jeffries, 1979). С другой стороны на основании сходства в строении личинок Hemichordata и Echinodermata еще Мечников (Metschnikoff, 1869) предложил объединять эти группы в надтиповую таксон Ambulacralia. Сходство в строении такого сложноустроенного органа как реноперикардиальный комплекс Enteropneusta (тип Hemichordata) и осевой комплекс органов иглокожих указывает на близкое родство этих групп. Предпринятый Камероном (Cameron, 2005) кладистический анализ

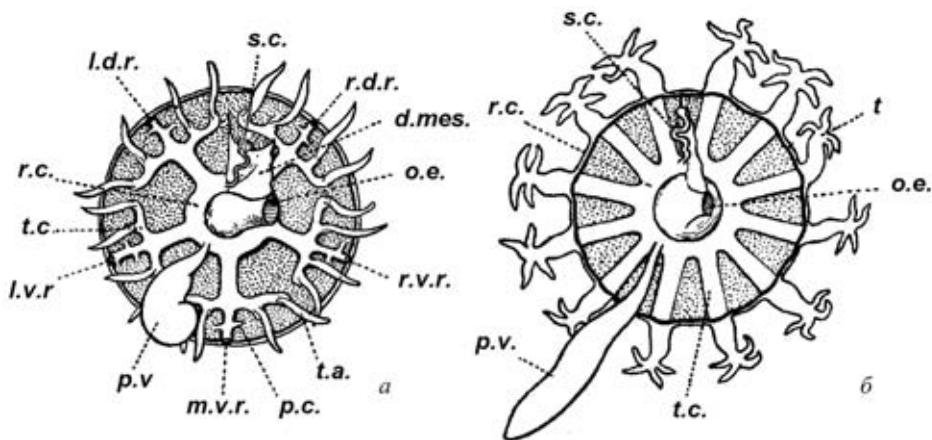


Рис. 2. Схема строения амбулакральной системы голотурий: *a* – голотурии с развитыми радиальными каналами (*Holothuria forskali*); *б* – голотурии отряда *Synaptida* с редуцированными амбулакральными каналами (*Oestergrenia digitata*) (вид с анального полюса). Обозначения: d.mes. – медиодорсальный мезентерий; l.d.r. – левый дорсальный радиус; s.c. – каменный канал с мадрепоритом; m.v.r. – медиоventральный радиус; l.v.r. – левый ventральный радиус; o.e. – пищевод; p.c. – канал амбулакральной ножки; p.v. – полиев пузырь; r.c. – кольцевой амбулакральный канал; r.d.r. – правый дорсальный радиус; r.v.r. – правый ventральный радиус; t – ротовые щупальца; t.a. – ампулы околоротовых щупалец; t.c. – каналы околоротовых щупалец (из Bather, 1900).

морфологических признаков Hemichordata и других Deuterostomia, а также современные молекулярно-генетические данные (Cameron et al., 2000; Winchell et al., 2002) с несомненностью свидетельствуют о близости иглокожих и полухордовым. Но и билатерально-симметричным полухордовым также свойственна некоторая асимметричность. Еще с XIX в. известно (Bateson, 1885; Spengel, 1893), и современные исследования это подтверждают (Rupper, Balsler, 1986; Stach, 2002), что пора первого непарного целома (протоцеля) у *Saccoglossus* открывается на левой стороне и это отверстие вполне справедливо гомологизируют с порой левого аксоцеля иглокожих. Недавно были получены данные о том, что у *Saccoglossus kowalevskii* первая жаберная щель на левой стороне развиваются быстрее, чем на правой. Кроме того, на одной из стадий наблюдается временная асимметрия в развитии, которая заключается в том, что на левой стороне жаберных щелей развивается два скелетных элемента, а на правой только один (Kaul-Strehlow, Stach, 2013). Эти черты строения и развития полухордовых доказывают, что им также свойственна небольшая асимметрия, выражающаяся в некотором преобладании левых целомов при развитии. Можно с большой долей вероятности констатировать, что не только предкам иглокожих и хордовых, но и предкам всех вторичноротых была свойственна билатеральная асимметрия, выражающаяся в преимущественном развитии левых

целомов. У хордовых эта асимметрия сохранилась, у иглокожих усилилась, а у полухордовых исходная асимметрия сохранилась лишь как небольшие «следы» в онтогенезе, и, можно предположить, что развитие Hemichordata шло путем усиления билатеральности и нивелирования ассиметричных черт их строения.

Вопрос о происхождение пятилучевой симметрии у иглокожих не рассматривается в настоящей статье. Отмечу только, что, на мой взгляд, наиболее обоснованной представляется гипотеза С. В. Рожнова о возникновении пятилучевой симметрии иглокожих через ассиметричную стадию путем закручивания и замыкания исходной метамерии (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2008, 2010, 2012). У современных иглокожих, в том числе у голотурий, пятилучевая симметрия проявляется, прежде всего, в строении амбулакральной системы, которая является производным гидроцеля. Она представлена амбулакральным кольцом и отходящими от него 5 радиальными амбулакральными каналами. От кольца отходит также каменистый канал (иногда он полимеризируется) и, у голотурий, полиев пузырь(и). От радиальных амбулакральных каналов у большинства голотурий отходят каналы к щупальцам (рис. 2а). У голотурий отряда Synaptida радиальные амбулакральные каналы редуцированы и амбулакральные каналы ротовых щупалец отходят прямо от амбулакрального кольца (рис. 2б). С амбулакральной системой тесно связан ряд других систем органов – нервная система, гемальная система и сопровождающие их системы полостей. Эти системы также имеют сходный пентамерный план строения и представлены соответствующими кольцами (эктоневральное нервное кольцо и гемальное кольцо) от которых отходят ответвления в радиусы. Однако пятилучевая симметрия иглокожих почти никогда не бывает полной и нарушается положением осевого органа (у голотурий он не развит как единое морфологическое целое), каменистого канала, открывающегося на мадрепоровой пластинке (у голотурий в связи с редукцией скелета мадрепоровая пластинка не развивается и каменистый канал исходно открывается наружу медиодорсально за венчиком щупалец). Пятилучевая симметрия у голотурий нарушается также расположением единственного полового отверстия, расположенного вблизи отверстия каменистого канала. Кишечник у голотурий и морских ежей делает заметную петлю, и это петлеобразное строение кишечника является отражением прохождения Eleutherozoa сидячей стадии со ртом и анусом расположенными на противоположной от грунта оральной стороне направленной вверх (Рожнов, 2012) (рис. 3).

Об особенностях пятилучевой симметрии голотурий и отличия ее от пятилучевой симметрии остальных иглокожих речь пойдет ниже при обсуждении возникновения такой специфической черты голотурий, как развития 5 первичных щупалец и 5 радиальных амбулакральных каналов.

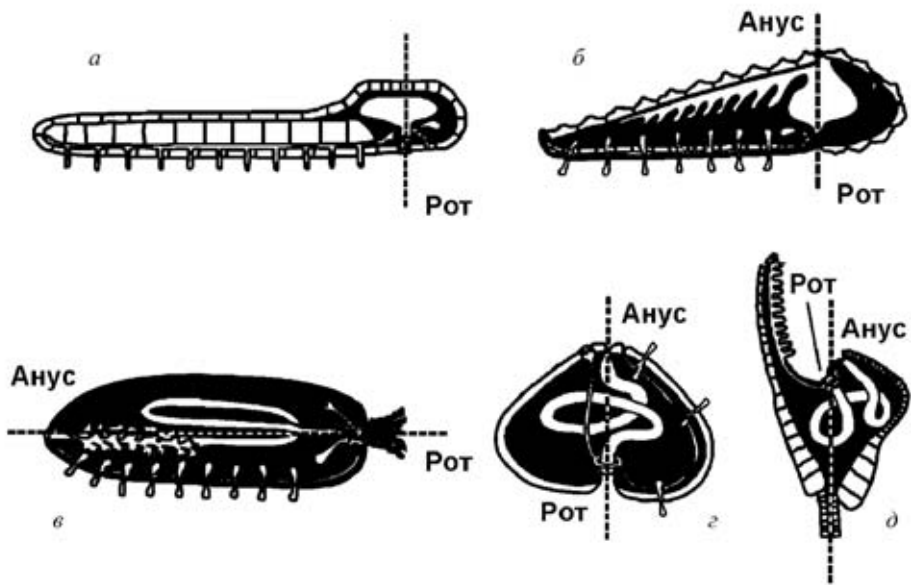


Рис. 3. Схема внутреннего строения и главная ось симметрии: *а* – офиуры, *б* – морской звезды, *в* – голотурии, *г* – правильного морского ежа, *д* – морской лилии (по Рожнов, 1912, изменено).

Наряду с пятилучевой голотурии обладают хорошо выраженной билатеральной симметрией. У голотурий различают передний и задний конец тела и вентральную (с тремя рядами амбулакральных ножек – тривиумом) и дорсальную (с двумя рядами амбулакральных ножек – бивиумом) стороны (рис. 4е, ж). Голотурии имеют билатерально-симметричное известковое окологлоточное кольцо, симметричность которого может быть выражена очень сильно (рис. 4и). Гонада у голотурий непарная, но она подразделяется на правую и левую части, лежащие по обе стороны медиодорсального мезентерия. При развитии у голотурий медиовентральный радиальный амбулакральный канал, лежащий в билатеральной плоскости голотурий, развивается быстрее остальных. Медиовентральный радиальный эктоневральный тяж начинает развиваться первым и в своем развитии опережает остальные нервы. За ним следуют левый и правый дорсальные нервы, и последним латероventральные (Mashanov et al., 2007).

Ранее многие исследователи (Becher, 1907, 1909; Runström, 1927; Федотов, 1951; Nyman, 1955; Беклемишев, 1964; Kerr, Kim, 1999 и др.) считали, что билатеральная симметрия у голотурий возникла вторично и не связана с билатеральной симметрией свойственной их личиночным стадиям. Керр и Ким (Kerr, Kim, 1999) полагают, что развитие билатеральной симметрии у голотурий было индуцировано внешней средой и затрагивает только признаки внешней морфологии. Исследования развития голотурий семейства Stichopodidae, предпринятые Скотом Смайли (Smiley, 1986)

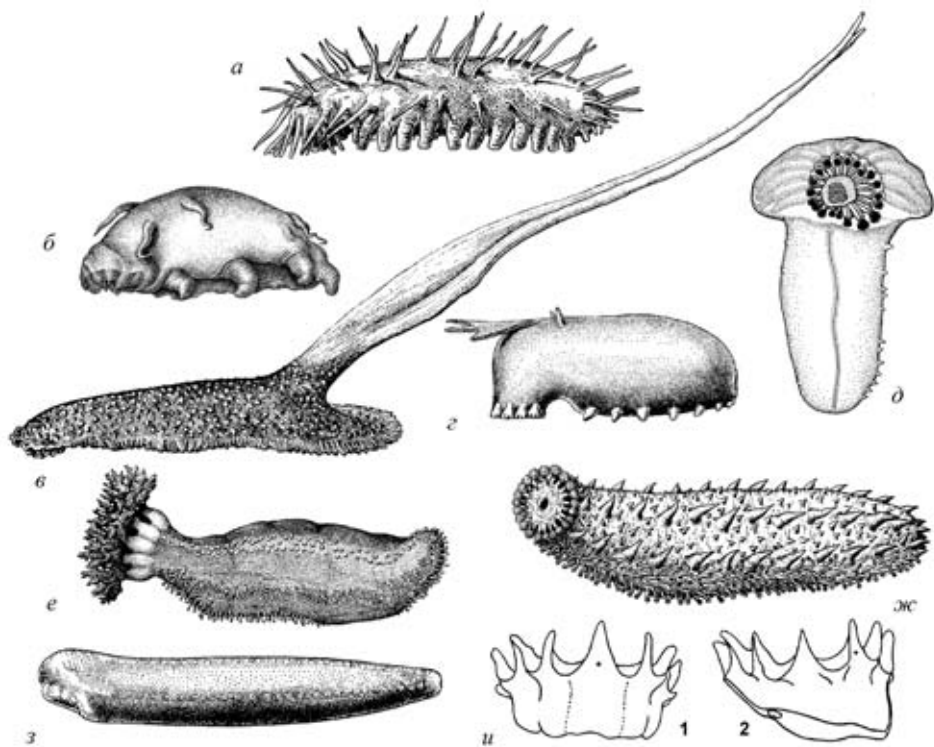


Рис. 4. Билатеральность у голотурий: *a* – *Oneirophanta mutabilis* (Aspidochirotida, Deimatidae); *б* – *Elpidia heckeri* (Elasipodida, Elpidiidae); *в* – *Psychropotes mirabilis* (Elasipodida, Psychropotidae); *г* – *Amperima naresi* (Elasipodida, Elpidiidae); *д* – *Eynpiastes eximia* (Elasipodida, Pelagothuriidae); *е* – *Cucumaria frondosa* (Dendrochirotida, Cucumariidae); *ж* – *Apostichopus japonicus* (Aspidochirotida, Stichopodidae); *з* – *Hadalothuria wolffi* (Gephyrothuriida, Gephyrothuriidae); *и* – известковое глоточное кольцо *Myriotrochus eurycylus* (Synaptida, Myriotrochidae): 1 – вид с вентральной стороны, 2 – вид с правой стороны (*a, в* – из Hansen, 1975; *б* – из Барановой, 1989; *г, з* – из Hansen, 1956; *д* – по Mitsukuri, 1912 из Kaestner, 1963; *е* – из Иванов и др., 1946; *ж* – из Иванов, Стрелков, 1949; *и* – из Heding, 1935).

и Малаховым и Черкасовой (1991, 1992) показали, что билатеральная плоскость личинки голотурий⁴ совпадает с билатеральной плоскостью симметрии взрослого животного. Развитие билатеральности у голотурий, по-видимому, во многом способствовало то, что они перешли к ползанию на вентральной стороне личинки. Таким образом, билатеральная симметрия голотурий не возникла вторично и не является поверхностной, связанной с внешними морфологическими признаками, как полагают Керр и Ким (Kerr, Kim, 1999), а стала развиваться на основе билатеральной, или, если

⁴ Как уже было сказано выше, на самом деле у личинок голотурий билатеральная симметрия не является полной – она нарушена неравномерным развитием целомов правой и левой сторон. Поэтому я говорю о билатеральной плоскости личинок голотурий с некоторой долей условности.

быть более точным, билатерально-асимметричной симметрии личинок, а возможно и далеких предков *Deuterostomia*. Это объясняет, почему осевые отношения личинки и взрослой особи у голотурий совпадают, точнее, сохраняют преемственность. Наличие билатеральной плоскости симметрии, совпадающей с плоскостью симметрии личинки резко отличает голотурий от подавляющего большинства иглокожих.

Несмотря на «исходную» билатеральность, несомненно, образ жизни голотурий очень сильно сказывается на степени развития билатеральных черт их морфологии. Усиление черт билатеральной симметрии у голотурий было связано с переходом к подвижному образу жизни (Беклемишев, 1964), что хорошо согласуется с принципом симметрии Пьера Кюри нельзя рассматривать симметрию тела не учитывая симметрии окружающей его среды. Особенно ярко билатеральность проявляется у представителей отряда *Elasipodida* (рис. 4б-д) и голотурий семейства *Deimatidae* (отряд *Aspidochirotida*) (рис. 4а), ведущих подвижный образ жизни (Smirnov, 2012). Большинство представителей этих групп активно передвигаются по субстрату при помощи специально развитых крупных амбулакральных ножек (рис. 4а, б, з). Ряд *Elasipodida* приобрел способность к плаванию и ведет бентопелагический (рис. 4а) и даже планктонный образ жизни. Амбулакральные ножки у них срослись и образовали специальные передние и задние лопасти, служащие балансирами при плавании и выполняющие роль плавательных лопастей (рис. 4в-д). У обладающих наиболее выраженной среди голотурий билатеральной симметрией *Elasipodida* имеется только две пары статоцистов, расположенных у основания латероventральных радиальных нервов, тогда как в отряде *Synaptida*, также обладающих статоцистами, парные статоцисты располагается у каждого из 5 радиальных нервов. Однако билатеральные черты в строении имеются и у малоподвижных голотурий. Они свойственны и медленно передвигающимся по поверхности грунта голотуриям отряда *Aspidochirotida* (рис. 4ж), и малоподвижным сестонофагам отряда *Dendrochirotida* (рис. 4е) и обитающим в толще грунта голотуриям отрядов *Synaptida* (рис. 4и) и *Molpadiida*. Билатеральные черты строения могут быть развиты у голотурий очень сильно, или быть слабовыраженными, но в той или иной степени билатеральность свойственна всем голотуриям и это свидетельствует о том, что она возникла на самых ранних этапах происхождения класса *Holothuroidea*, до их дифференциации на различные жизненные формы. Билатеральная плоскость симметрии у голотурий совмещается с пятилучевой и проходит через медиоventральный радиус и медиодорсальный интеррадиус. Естественно возникает вопрос, каким же образом произошло совмещение у взрослой стадии онтогенеза голотурий пятилучевой симметрии, которая развилась через асимметричную стадию, и билатеральной симметрии, совпадающей с билатеральной симметрией личиночной стадии?

На мой взгляд, в процессе становления и эволюции голотурий, в том числе и развитию у них билатеральной симметрии, очень существенную роль играли процессы гетерохронии и ее частного случая педоморфоза. Гетерохрония – изменение относительных сроков процессов развития, является, по меткому выражению Рэффа и Кофмена (Raff, Kaufman, 1983) классическим механизмом эволюционных изменений. Гетерохронное развитие частей и органов – мозаичная эволюция играет большую роль в эволюции животных и растений (De Beer, 1958; Simpson, 1961; Takhtajan, 1991; Gould, 1977; McNamara, 1986, 1997; McKinney, McNamara, 1991; McNamara, McKinney, 2005; Мартынов, 2011). «В результате мозаичной эволюции в одном и том же организме мы можем наблюдать наряду со структурами относительно примитивными, т. е. находящимися на относительно низкой ступени развития, также структуры более специализированные. Организм может представлять собой, следовательно, сочетание элементов разной степени эволюционного развития» (Тахтаджан, 1966, с. 26–27). Роль гетерохроний в становлении планов строения у различных классов иглокожих на палеонтологическом материале была показана Рожновым (Рожнов, 2009). Автор в этой статье рассматривал в первую очередь строение ископаемых остатков целых организмов, и класс голотурий по этой причине не был им подробно проанализирован, поскольку ископаемые останки голотурий в подавляющем большинстве представлены отдельными микроскопическими элементами их скелета – склеритами и сегментами известкового глоточного кольца, а находки целых экземпляров ископаемых *Holothurioidea* крайне редки (Smirnov, 2012; Reich, Stegemann, 2013). Ниже я постараюсь восполнить этот пробел путем анализа морфологических особенностей строения голотурий.

Одним из следствий гетерохронии является явление педоморфоза. Педоморфоз играет важную роль в возникновении крупных таксонов животных и растений. Так, Де Бир (De Beer, 1958) приводит длинный список крупных таксонов, которые могли произойти путем педоморфоза. К этому списку, по-моему, несомненно следует добавить и класс *Holothuroidea*.

Предположение о педоморфном происхождении голотурий было высказано еще в XIX в. В настоящее время его поддерживают Бруно Дэвид и Рич Муи (David, Mooi, 1996, 1998; Mooi, David, 1997). Придерживается ее и автор настоящей статьи.

У иглокожих, в частности, у ближайших современных родственников голотурий морских ежей, 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 радиальным каналам, которые растут до конца тела животного и вершины 5 первичных выростов гидроцеля, оказывается удаленными от ротового отверстия и располагаются на противоположной аборальной стороне тела. Зона роста и добавление новых ножек и пластинок происходит в районе, примыкающем к адоральному краю окулярных пластинок, несущих первичную (терминальную) ножку. Развившиеся первыми терминальные нож-

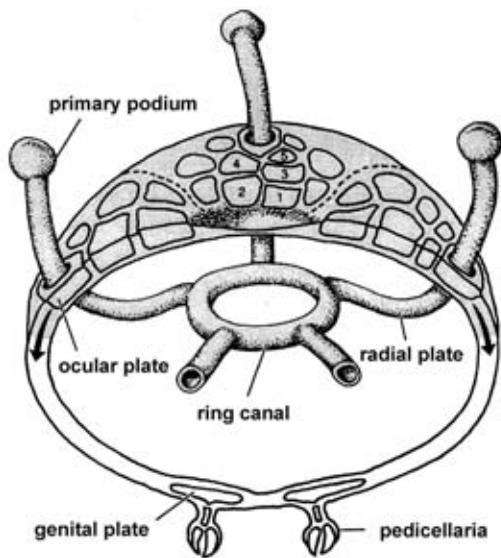


Рис. 5. Схема образования скелетных пластинок у морских ежей – правило окулярных пластинок (из David, Mooi, 1998).

ки оказываются на стороне противоположной ротовому отверстию, самые молодые пластинки оказываются расположенными ближе к апикальной системе, а самые старые ближе ко рту. Муи и Дэвид называют эту последовательность образование амбулакрального скелета и, соответственно амбулакральных ножек, правилом окулярных пластинок Mooi et al., 1994) (рис. 5).

У голотурий 5 первичных выростов гидроцеле дают начало 5 первичным щупальцам, располагающимся орально, а радиальные амбулакральные каналы развиваются на разрастающемся гидроцеле между ними позднее и заканчиваются аборально (рис. 6). Земон (Semon, 1888) обратил внимание на то, что амбулакральные ножки голотурий не образуются терминально, как у других иглокожих, и предположил, что первичные щупальца голотурий гомологичны радиальным амбулакральным каналам остальных иглокожих, а радиальные каналы голотурий являются новообразованием. Такая трактовка первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов голотурий была принята Дэвидом и Муи при разработке ими экстраксиально-аксиальной гипотезы строения иглокожих (David, Mooi, 1996, 1998; Mooi, David, 1997).

По моему предположению (Смирнов, 2008), у голотурий произошло разделение единых радиальных амбулакральных каналов на первичные щупальца и собственно радиальные амбулакральные каналы. Это изменение онтогенеза привело к дифференциации функций амбулакральной системы голотурий. Она подразделилась на: 1) центральную часть представленную амбулакральным кольцом, полиевым пузырем и каменистым каналом; 2) щу-

пальцевый аппарат, выполняющий в основном функцию питания, и 3) радиальные амбулакральные каналы, несущие локомоторную функцию. Изменение онтогенеза на стадии 5 первичных щупалец, которое было вызвано их обособлением, возможно, привело к тому, что развитие с катастрофическим метаморфозом, при котором все тело личинки резорбируется, а взрослое тело строится практически заново, было прервано на ранней стадии. Онтогенез голотурий стал эволютивным, а само развитие было сильно видоизменено. Утрата катастрофического метаморфоза привела к усилению гетерохронии развития признаков, относящихся к разным координационным цепям, поскольку их развитие перестало быть тесно сцепленным, как это имеет место быть при катастрофическом метаморфозе. У голотурий тело взрослого организма стало развиваться на основе тела личинки, а личиночные ткани частично стали включаться в тело взрослой голотурии.

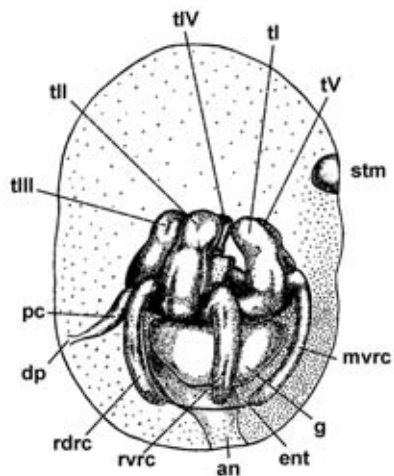


Рис. 6. Развитие амбулакральной системы у *Caudina ransonnetii*. Обозначения: an – анус; dp – дорсальная пора; ent – энтероцель; g – кишечник; mvrc – медиовентральный амбулакральный канал; pc – поровый канал; rdrc – правый дорсальный амбулакральный канал; rvrc – правый вентральный амбулакральный канал; stm – стомодеум; tI–tV – первичные щупальца (по Inaba, 1930).

С большой долей уверенности можно говорить, что в геноме голотурий сохранились данные о структуре и строении радиального комплекса органов (радиальных нервов, эпиневральных, гипоневральных и гемальных каналов), но их развитие, в связи с образованием первичных щупалец и утратой катастрофического метаморфоза, стало происходить видоизмененным путем: при развитии стало возможным использовать тело личинки; радиальные амбулакральные каналы стали закладываться на амбулакральном кольце позже и изменили место своего отхождения; утратился правильный порядок образования амбулакральных ножек – но сохранились способность к их образованию и их строение⁵; радиальные эпиневральные

⁵ Закладка амбулакральных ножек у голотурий не в строгом соответствии с правилом окулярных пластинок (Mooi et al., 1994), по-видимому, связана с видоизмененным развитием радиальных амбулакральных каналов и с редукцией скелета. Хауде (Haude, 2002, p. 147) предполагает, что в связи с редукцией скелета был потерян контроль над правильностью образования амбулакральных ножек в меридиональном направлении. Косвенно гомологию радиальных амбулакральных каналов голотурий и морских ежей подтверждает тот факт, что у голотурий самая первая закладывающаяся амбулакральная ножка всегда развивается быстрее остальных и занимает терминальное положение, то есть принимает на себя функцию свойственную терминальной ножке морских ежей.

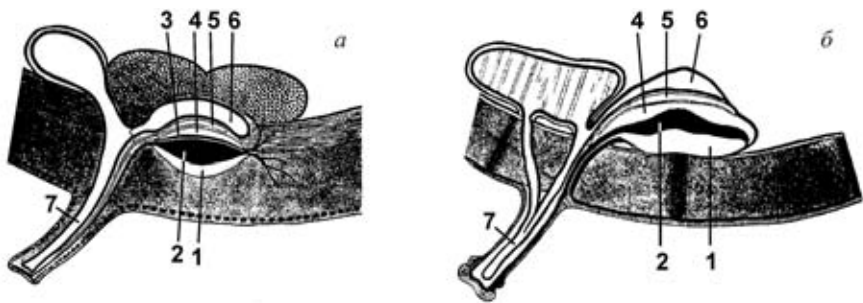


Рис. 7. Срез через радиусы: *a* – голотурии, *б* – морского ежа. Обозначения: 1 – эпинеуральный канал; 2 – эктонеуральный нервный тяж; 3 – гипонеуральный нервный тяж; 4 – гипонеуральный канал; 5 – гемальный синус; 6 – радиальный амбулакальный канал; 7 – амбулакальный канал ножки (по Lang, 1984, изменено).

нервные стволы стали развиваться как выросты зачатка эпинеурального нервного кольца; эпинеуральные каналы стали развиваться путем образования полости в ткани, лежащей кнаружи от радиальных нервов.

Эквифинальность развития демонстрирует отсутствие однозначной причинной связи между предыдущими и последующими стадиями онтогенеза. Это приводит к тому, что радиальный комплекс у голотурий оказывается чрезвычайно сходным по строению с радиальным комплексом морских ежей (рис. 7) и, в несколько меньшей степени, других Eleutherozoa, несмотря на видоизмененный способ развития. Это, на мой взгляд, свидетельствует об их гомологии (критерий специального качества структур Ремане (Remane, 1956, S. 42-45)), и, соответственно, о гомологии радиальных амбулакров голотурий радиальным амбулакрам остальных иглокожих. Таким образом, хотя топографически радиальный комплекс у голотурий оказывается сдвинут относительно радиального комплекса остальных Eleutherozoa приблизительно на 36 градусов в «интеррадиальное» положение, а ряд его структур развивается путем эмбрионизации (что не редко происходит в различных группах животных), он является гомологичным радиальному комплексу органов остальных Eleutherozoa и изоморфен им. Поэтому я не могу согласиться с предположением Дэвида и Муи, что после прерывания развития на стадии образования 5 первичных щупалец «позднее при развитии голотурии добавляют *de novo* интеррадиальные структуры внутри экстраксиллярного тела, что придает им поверхностное сходство с радиусами других иглокожих» (подчеркнуто мной) (David, Mooi, 1998, p. 24).

Я полагаю, что у далеких филогенетических предшественников голотурий уже существовали щупальца, развитие которых у предков иглокожих было видоизменено, и щупальца преобразовались в амбулакры. У голотурий щупальца «проснулись» и развились вновь. Так же и радиальные амбулакальные каналы и связанные с ними эктонеуральные радиальные

стволы, эктоневральные каналы и радиальные каналы гемальной системы уже существовали у филогенетических предшественников голотурий и информация об их строении сохранилась в геноме голотурий, а сами они не возникли у голотурий *de novo*. Следует отметить, что «поверхностное сходство» между строением амбулакров голотурий и морских ежей заключается не только в сходстве состава и строения у голотурий и морских ежей радиального комплекса органов, но также и в строении амбулакральных ножек тех и других. Только в этих двух классах они имеют склериты и терминальную пластинку (Smith, 1984). Общими синапоморфными признаками морских ежей и голотурий также является наличие перифарингиального и перианального целомов (Smith, 1984). Как справедливо отмечают Рэфф и Кофмен (Raf, Kaufman, 1983, p. 7–8): «По изящному выражению Франсуа Жакоба, эволюция действует путем «перелицовки» старого. Структуры не появляются *de novo*; эволюция предпочитает создавать новшества, видоизменяя уже существующие системы или структуры».

Автор настоящей статьи (Смирнов, 2008) придерживается точки зрения о том, что и первичные щупальца, и радиальные каналы голотурий соответствуют радиальным каналам других Eleutherozoa. У современных Echinodermata радиальные выросты гидроцеля имеют несколько функций. По-видимому, первичной для иглокожих является функция улавливания пищевых частиц амбулакральными ножками и передачи их к ротовому отверстию. У ряда Eleutherozoa амбулакральная система приобрела и локомоторную функцию. Кроме того морфогенетически и топографически развитие амбулакральной системы тесно взаимосвязано с развитием нервной и гемальной систем. У Holothuroidea произошло разделение этих функций. На основе первичных щупалец возникли ротовые щупальца голотурий, которые взяли на себя функцию питания, а за оставшейся частью амбулакральной системы осталась функция передвижения. Освобождение большей части амбулакральной системы от функции питания привело в ряде групп голотурий к развитию специализированных органов, помогающих движению и плаванию – увеличенных в размере амбулакральных ножек, служащих для хождения по грунту, и различных выростов, образованных слившимися амбулакральными ножками. Эти выросты служат как плавательные лопасти и как своеобразные балансиры при плавании (рис. 4*в-д*).

Данные по эмбриональному развитию амбулакральной системы у голотурий свидетельствуют о ее способности к перестройкам. При развитии большинства голотурий происходит ротация гидроцеля. При этом связь каменистого канала с гидроцелем прерывается, но затем, после ротации, восстанавливается, и каменистый канал вновь соединяется с гидроцелем, но отходит от него уже в другой его части (Runström, 1927) (рис. 10 – *аII*, *аIII* и *бII*, *бIII*). У современных голотурий имеется от 8 до 30 и более околотротоваых щупалец. Щупальца голотурий различны по происхождению. Из

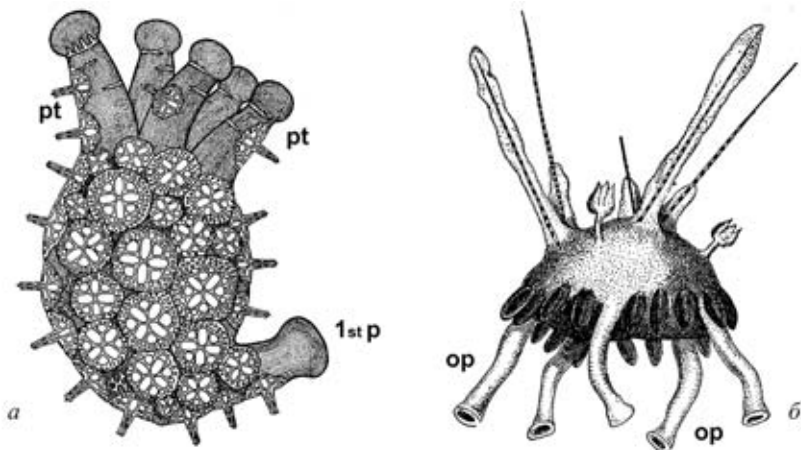


Рис. 8. *a* – молодая голотурия *Apostichopus japonicus*; *б* – морской еж *Arbacia punctulata*. Обозначения: 1st p – первая амбулакральная ножка; pt – первичные щупальца; op – окулярные (терминальные) ножки (*a* – из Малахов, Черкасова, 1992; *б* – по Garman, Colton, 1883 из Dawydoff, 1948).

первичных выростов гидроцеля развивается 5 первичных ротовых щупалец, а остальные вторичные щупальца представляют видоизмененные амбулакральные ножки, но по строению они не отличаются от первичных. В ходе развития у голотурий с развитыми радиальными каналами первичные щупальца теряют связь с амбулакральным кольцом и соединяются с амбулакральными каналами (рис. 2*а*). У утративших радиальные каналы голотурий отряда Synaptida, вторичные щупальца наоборот развиваются прямо на амбулакральном кольце (рис. 2*б*). Эти примеры наглядно показывают способность голотурий не только менять местоположение структур амбулакральной системы, но и их функцию. Очевидно, что лабильность и способность к перестройке и видоизменению амбулакральной системы и связанных с ней органов у голотурий чрезвычайно высока. Необходимо отметить, что на возможность разнесения в пространстве места закладки первичных щупалец и радиальных каналов, указывал ранее Раймунд Хауде (Haude, 1994; 2002). Он считал, что «... геометрически ограниченное пространство между функционально увеличенной базальной частью пищевых щупалец могло стимулировать некоторый относительный сдвиг между щупальцами и радиальными каналами, последние при этом возникали в топографически “фиксированной точке” первых по происхождению радиальных элементов» (Haude, 2002, p. 145), и что «... радиальные органы шарообразного предка сохраняли свою функциональную важность даже после редукции скелета. Поэтому они должны были развиваться в радиальном положении, которое маркируется единственной сохранившейся первой пластинкой предкового амбулакрального ряда, то есть радиальным элементом окологлоточного кольца» (Haude, 2002, p. 148). Я, как и Хауде, полагаю, что произошел разрыв между

развитием первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов, а также, что радиальные органы сохранили свою значимость и после редукции скелетных пластинок. Однако я не могу согласиться с тем, что развитие радиальных амбулакральных каналов происходит в исходном радиальном положении. Начальные этапы развития первичных щупалец у голотурий и радиальных каналов остальных иглокожих столь велико (рис. 8), что трудно себе представить, что изменили место развития первичные щупальца. Скорее, изменилось место закладки, по-видимому, исторически более молодой амбулакральной части.

На вопрос о происхождении околотротоных щупалец голотурий может пролить свет строение сестринской (Cameron, 2005 и др.) для иглокожих группы – класса Pterobranchia (тип Hemichordata), которые могли сохранить признаки, свойственные их общим с иглокожими предкам. Если рассматривать гомологию целомов, то уже давно принято (см., напр., прекрасную статью Д.М. Федотова (1923) о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и полухордовых), что гидроцель иглокожих гомологична мезоцелю полухордовых. У птеробранхий парный мезоцель является щупальцевым целомом, выросты которого образуют щупальцевый аппарат – лофофор. Гомологию щупалец голотурий и птеробранхий предполагал Смайли (Smiley, 1988), который рассматривал голотурий как исходную для иглокожих группу. Ниже я предлагаю гипотезу возникновения плана строения голотурий, которая, как мне хочется надеяться, будет проверена дальнейшими исследованиями по биологии развития голотурий.

Можно предположить, что программа развития амбулакральных каналов у иглокожих состоит из двух этапов – щупальцевого и собственно амбулакрального. Скорее всего, иглокожие произошли от предков, которые как современные Pterobranchia имели щупальца, бывшие выростами мезоцеля. В пользу такого предположения свидетельствует тот факт, что при развитии иглокожих радиальные амбулакральные каналы закладываются как выросты очень сходные со щупальцами (рис. 8). У Echinodermata выросты мезоцеля свойственные предкам иглокожих были сильно видоизменены и превратились в амбулакральные каналы. Вместе со скелетными элементами они образовали специфичную для иглокожих систему амбулакров. Изначально амбулакральные каналы и ножки несли функцию улавливания и передачи пищевых частиц ко рту, а затем, у свободноживущих Eleutherozoa, приняли на себя и локомоторную функцию. По-видимому, в морфогенезе Eleutherozoa, а, может быть, и всех иглокожих, были закреплены две последовательные программы развития амбулакральных каналов: первая более древняя программа – развитие выростов мезоцеля в виде щупалец, которая на определенной стадии блокируется и переключается на программу развития собственно амбулакральных каналов. Так, при развитии морских ежей развивающиеся первичные щупальца изменяют направ-

ление своего развития, загибаются назад и дают начало амбулакральным каналам. У Eleutherozoa, скорее всего, именно радиальные амбулакральные каналы индуцируют впячивание эпиневральных складок, на дне которых образуются радиальные нервы, а у Ophiuroidea и Echinoidea эти складки замыкаются, в результате чего образуются эпиневральные каналы. У голотурий произошел разрыв между этими двумя последовательными этапами программы. Первая часть программы стала вновь приводить к образованию 5 первичных щупалец, а следующая за ней часть программы – развитие собственно амбулакральных каналов, скорее всего, была видоизменена. Эквивиальность развития приводит к образованию радиального комплекса органов, гомологичного радиальному комплексу органов морских ежей и других Eleutherozoa, информация о строении которого хранится в генотипе голотурий. Но радиальный комплекс органов стал развиваться на новом месте и в личиночном теле голотурий. Из-за произошедшего изменения программы развития амбулакральных каналов была нарушена и строгая последовательность закладки амбулакральных ножек, свойственная морским ежам (правило окулярных пластинок Mooi и David).

Возможность подобной «вторичной рекапитуляции» щупалец не противоречит современным представлениям о морфогенетических механизмах развития. Еще Л.П. Татаринов (1987) указывал, что «... углубление представлений о механизмах онтогенеза, в частности, о латентных потенциях, позволило сделать вывод о возможности вторичного появления у потомка признака, утраченного даже эмбрионами, если только сохраняются, в той или иной форме, морфогенетические механизмы, ответственные за развитие такого признака».

Если за исходные 5 плоскостей пятилучевой симметрии у голотурий принимать плоскости, в которых развиваются 5 первичных щупалец, то плоскости, проходящие через радиусы голотурий, топографически оказываются смещенными приблизительно на 36 градусов по отношению к плоскостям пятилучевой симметрии остальных Eleutherozoa, но радиусы у голотурий по строению являются гомологичными радиусам других Eleutherozoa и изоморфны им, так что можно говорить об их соответствии.

Довольно трудно говорить о гомологии первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов голотурий и амбулакральных каналов других Eleutherozoa, так как они имеют единое происхождение и, как было показано выше, обладают значительной способностью к изменению места расположения и функций. Я попробую предпринять такую попытку исходя из изложенной выше гипотезы. Если считать амбулакральные каналы иглокожих сложным образованием, развитие которого подразделяется на этап образования щупалец и на этап развития собственно амбулакральных каналов, то тогда можно предположить, что первичные щупальца го-



СТАНДАРТНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ



**ИНТЕРПРЕТАЦИЯ DAVID AND MOOI.
ЭКСТРАКСИЛЯРНО-АКСИЛЯРНАЯ ТЕОРИЯ**



**ИНТЕРПРЕТАЦИЯ АВТОРА. ГИПОТЕЗА ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ
АМБУЛАКРАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОТУРИЙ НА ПЕРВИЧНЫЕ ЩУПАЛЬЦА
И РАДИАЛЬНЫЕ АМБУЛАКРАЛЬНЫЕ КАНАЛЫ**

Рис. 9. Различные интерпретации гомологии отдельных частей амбулакальной системы голотурий – общепринятая интерпретация, интерпретация Дэвидом и Муи в рамках экстраксиллярно-аксиллярной теории и интерпретация, предложенная автором в настоящей статье (по David, Mooi, 1998 с изменениями и дополнениями).

лотурий гомологичны терминальным щупальцам остальных современных Eleutherozoa, а радиальные каналы голотурий будут гомологичны собственно радиальным каналам остальных иглокожих за исключением их терминальной части (рис. 9).

При переходе к подвижному образу жизни педоморфной «проголотурии», вентральная и дорсальная стороны которой соответствовали вентральной и дорсальной стороне личинки, должна была произойти координация пятилучевой и билатеральной симметрий. Она была неизбежной, поскольку отказ от пятилучевой симметрии и возвращение к строго билатеральной симметрии был невозможен. Пятирадиальная симметрия, по-видимому, оказалось жестко включенной в морфогенез и связанной с развитием таких жизненно важных систем органов как амбулакральная, нервная и гемальная. Следы этого процесса координации отчетливо прослеживаются при развитии амбулакральной системы. Замыкание амбулакрального кольца, которое маркируется положением полиевого пузыря, происходит в медианной плоскости личинки (рис. 10 – I). Каменистый канал располагается дорсально. У большинства голотурий в дальнейшем происходит ротация амбулакрального кольца налево, а полиев пузырь отходит от амбулакрального кольца уже не в медианной плоскости, а слева от нее (рис. 10 – aII, aIII и бI, бIII). При этом связь каменистого канала с ам-

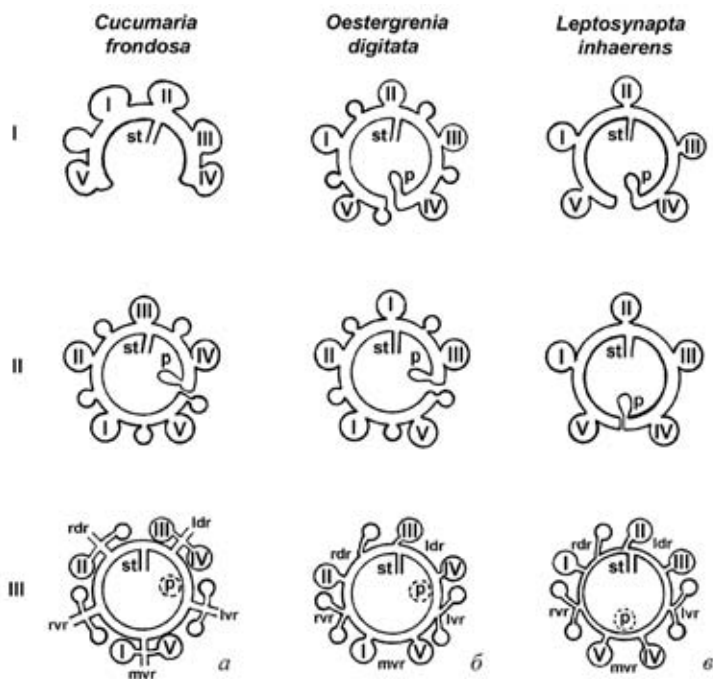


Рис. 10. Схема развитие амбулакральной системы у голотурий (замыкание гидроцеля, ротация гидроцеля, изменение места отхождения каменистого канала от амбулакрального кольца), вид с оральной стороны: I-V – первичные щупальца, обозначенные по системе Ловена; p – полиев пузырь; st – каменистый канал; ldr – левый дорсальный радиус; lvr – левый вентральный радиус; mvr – медиоventральный радиус; rdr – правый дорсальный радиус; rvr – правый вентральный радиус (по Runnström, 1927, изменено).

булакральным кольцом прерывается, а затем восстанавливается, но уже на новом месте (рис. 10 – aI, aII и бI, бII). Каменистый канал при этом сохраняет свое положение в медиодорсальном интэрадиусе рядом с медиодорсальным мезентерием (рис. 10 – a, б). Этот поворот, по-видимому, рекапитулирует стадию перехода от асимметричного к пятилучевому строению у предков современным Eleutherozoa. Следы этой стадии проявляются в наличии у голотурий 2 – 1 – 2 симметрии и билатеральной плоскости (II-P), соответствующей примордиальной плоскости фон Убиша (Von Ubisch, 1913; Hotchkiss, 1995, 1998; Haude, 1994, 1995, 1997, 2002) (рис. 11). Я полагаю, что наличие этой плоскости отражает определенный этап развития Eleutherozoa и, скорее всего, она соответствует

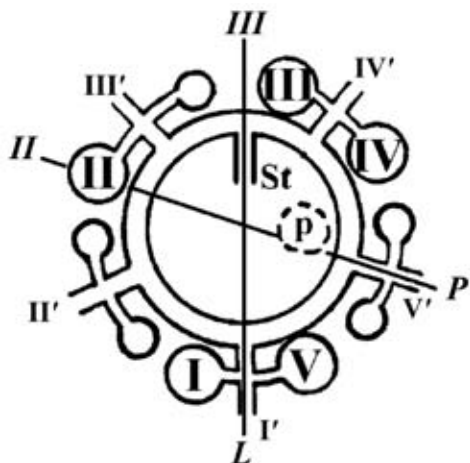


Рис. 11. Схема соотношения осей симметрии у голотурий: I-V – первичные шупальца голотурий, обозначенные по системе Ловена с учетом 2 – 1 – 2 расположения амбулакров по Hotschkiss; I'-V' – радиальные каналы голотурий, сдвинутые приблизительно на 36° в интэрадиальное по отношению к радиусам других Eleutherozoa положение; III-L – билатеральная плоскость симметрии голотурий; II-P – примордиальная плоскость симметрии фон Убиша.

стадии перехода от асимметричного к пятилучевому строению на этапе замыкания подковообразного гидроцеля в кольцо (Рожнов, 2008; Rozhnov, 2012). Смена же места отхождения каменистого канала от амбулакрального кольца (рис. 10 – aI, aII и бI, бII) указывает на произошедший процесс координации пятилучевой и билатеральной симметрий. Однако у некоторых голотурий процесс координации пятилучевой симметрии взрослой стадии и билатеральной симметрии личинки идет еще дальше. В отряде Synaptida у *Leptosynapta inhaerens* и у педоморфной голотурии *Rhabdomolgus ruber* ротации не происходит (рис. 10в). Полиев пузырь сохраняет своё исходное медиовентральное положение, а медиодорсальный каменистый канал не меняет место своего отхождения от амбулакрального кольца. То есть происходит совмещение билатеральной плоскости взрослой голотурий, которая соответствует билатеральной плоскости личинки, с примордиальной плоскостью фон Убиша.

Однако дело не ограничивается только совпадением плоскостей симметрии. В этот процесс у педоморфных голотурий вовлекается и один из основных «асимметричных» органов голотурий – пищеварительная трубка. Голотурии имеют петлеобразный кишечник, который, по-видимому, у

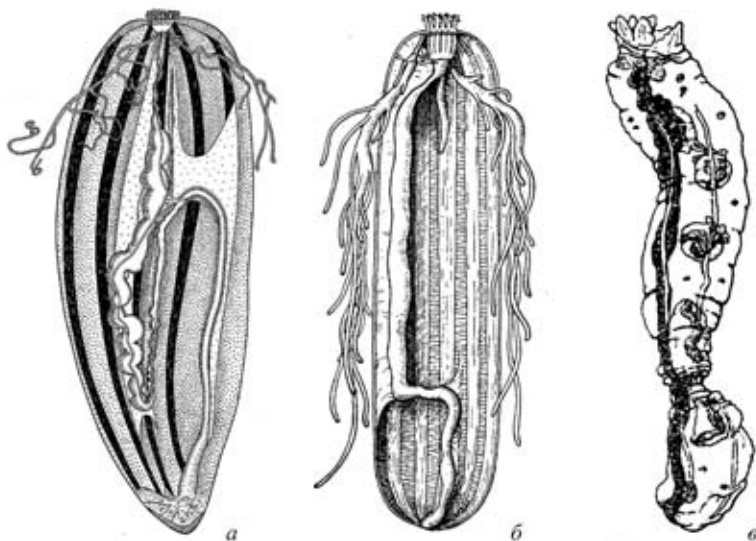


Рис. 12. Прикрепление кишечника у голотурий отряда Synaptida: а – *Chiridota laevis*; б – *Oestergrenia digitata*; в – *Leptosynapta minuta* (а – из Смирнов, 1985; б – из Bather, 1900; в – из Becher, 1906).

них сохранился от сидячей асимметричной стадии, на которой рот и анус находились на противоположной субстрату стороне тела. У большинства голотурий первая нисходящая часть кишечника подвешена к стенке тела на медиодорсальном мезентерии, восходящая – на левом дорсальном, а вторая нисходящая на правом вентральном мезентериях (рис. 12а). У *Leptosynapta inhaerens* кишечник делает лишь незначительную петлю в левом дорсальном интеррадиусе (Cherbonnier, 1953), а у *Oestergrenia digitata* он переходит в правый вентральный практически не делая петли (рис. 12б). У педоморфных Synaptida *Leptosynapta minuta* и *Rhabdomolgus ruber* кишечник не делает петли (Becher, 1906, 1907; Menker, 1970) и на всем своем протяжении прикрепляется в медиодорсальном интеррадиусе (рис. 12в). В данном случае можно говорить о том, что благодаря педоморфозу происходит полная координация пятилучевой и билатеральной симметрий и образованию совершенной пентарадиально-билатеральной симметрии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Билатеральная плоскость симметрии голотурий соответствует билатеральной плоскости симметрии их личинок и, соответственно, их вентральная и дорсальная стороны соответствуют вентральной и дорсальной стороне личинок.

2. У голотурий произошла дифференциация радиальных амбулаторных каналов на щупальцевую и радиально-соматическую части. 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, а

5 радиальных каналов развиваются позднее между ними. Это привело к дифференциации функций амбулакральной системы голотурий. Она подразделилась на: 1) центральную часть представленную амбулакральным кольцом, полиевым пузырем и каменистым каналом; 2) щупальцевый аппарат, выполняющий в основном функцию питания, и 3) радиальные амбулакральные каналы, несущие локомоторную функцию.

3. Выдвинуто предположения, что подобное строение амбулакральной системы возникло в результате деления во времени и пространстве ранее единой программы развития амбулакров, которая состояла из двух стадий: развития щупалец и, после блокировки этой стадии, развития собственно амбулакральных каналов. Первая часть программы вновь стала приводить к образованию 5 первичных щупалец, а следующая за ней часть программы – развитие собственно амбулакральных каналов была видоизменена. Радиальные амбулакральные каналы стали закладываться между первичными щупальцами. Радиальные эпиневральные нервные стволы стали развиваться как выросты зачатка эпиневрального нервного кольца, а эпиневральные каналы – путем образования полости в ткани, лежащей снаружи от радиальных нервов. Несмотря на измененное развитие эквивиальность приводит к образованию у голотурий радиального комплекса органов гомологичного таковому морских ежей и других Eleutherozoa. Хотя топографически радиальный комплекс у голотурий сдвинут относительно радиального комплекса остальных Eleutherozoa, но они являются изоморфными.

4. Изменение онтогенеза на стадии 5 первичных щупалец, которое было вызвано их обособлением, возможно, привело к тому, что развитие с катастрофическим метаморфозом, при котором все тело личинки резорбируется, а взрослое тело строится практически заново, было прервано на ранней стадии. Онтогенез стал эволютивным, а само развитие было сильно видоизменено. Произошла утрата катастрофического метаморфоза, что привела к усилению гетерохронии развития признаков, относящихся к разным координационным цепям. При этом различные органы стали образовываться гетерохронно. У голотурий тело взрослого организма стало развиваться на основе тела личинки, а личиночные ткани частично включаться в состав взрослого организма. Таким образом голотурии явно являются педоморфной по происхождению группой животных.

5 Педоморфное происхождение объясняет строение таких признаков голотурий как отсутствие осевого комплекса органов в виде оформленной морфологически единой структуры, редуцированный скелет, а также особенности строения их амбулакральной системы – разнесение возникновения во времени и пространстве первичных щупалец и радиальных амбулакральных каналов.

6. У голотурий происходит координация пятилучевой и билатеральной симметрий. Билатеральная симметрия голотурий возникает не заново, а на

основе билатеральной симметрии личинок и, возможно, далеких предков Deuterostomia.

7. В классе Holothuroidea отчётливо прослеживаются следы изменения симметрии на разных стадиях онтогенеза, которые отражают стадии их филогенетического развития. 1) Билатерально-асимметричная стадия, свойственная личинкам голотурий и, возможно, имевшаяся у далеких предков Deuterostomia. 2) Стадия неполной пентарадиальной симметрии (2 – 1 – 2) с асимметричным расположением ряда внутренних органов, свойственная современным Eleutherozoa. Она, скорее всего, отражает стадию перехода от асимметричного к пятилучевому строению на этапе замыкания подковообразного гидроцеля в кольцо и характеризуется наличием примордиальной плоскости фон Убиша. 3) Пентарадиально-билатерально-асимметричная стадия свойственная большинству Holothuroidea, для которой характерно наличие плоскости билатеральной симметрии, совпадающей с билатеральной плоскостью личинки. 4) Стадия полной пентарадиально-билатеральной симметрии, свойственная педоморфным голотуриям из отряда Synaptida, которая характеризуется совмещением билатеральной плоскости взрослых голотурий и, соответственно, билатеральной плоскости личинки, с примордиальной плоскостью фон Убиша и пятилучевой симметрией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова З.И. 1989. Новый вид голотурий *Elpidia* из Северного Ледовитого океана / Ред. Д.Л. Кальо. Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн: Ин-т геологии АН Эстонской СССР. С. 218–222.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Беляев Г.М. 1989. Глубоководные океанические желоба и их фауна. М.: Наука. 256 с.
- Давыдов К.Н. 1914. Курс эмбриологии беспозвоночных. Петербург, Киев: Книгоиздательство «Сотрудник». 502 с.
- Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1946. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. М.: Советская наука. 631 с.
- Иванов А.В., Стрелков А.А. 1949. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 101 с.
- Малахов В.В., Черкасова И.В. 1991. Эмбриональное и раннее личиночное развитие голотурии *Stichopus japonicus* var. *armatus* (Aspidochirota, Stichopodidae) // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 4. С. 55–67.
- Малахов В.В., Черкасова И.В. 1992. Метаморфоз голотурии *Stichopus japonicus* (Aspidochirota, Stichopodidae) // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 9. С. 11–21.
- Мартынов А.В. 2011. Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria. М.: КМК. 286 с.

- Рожнов С.В. 2008. Симметрия и морфогенез: становление пентамерии у иглокожих. Проблемы эволюционной морфологии животных / Ред. Ю. В. Мамкаев. Тр. С.-Пб. об-ва естествоиспыт. Сер. 1. Т. 97. **Эволюционная морфология животных**. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Ч. 1. С. 69–89.
- Рожнов С.В. 2009. Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов иглокожих // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 155–166.
- Рожнов С.В. 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных // Онтогенез. Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Рожнов С.В. 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Смирнов А.В. 1985. *Chiridota laevis* O. Fr. Mueller / Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Т. 3. М.: Высшая школа. С. 348–356.
- Смирнов А.В. 2008. Особенности строения класса Holothuroidea, его положение в системе типа Echinodermata и происхождение / Ред. Ю.В. Мамкаев. Тр. С.-Пб об-ва естествоиспыт. Сер. 1. Т. 97. **Эволюционная морфология животных**. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. Ч. 1. С. 91–110.
- Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 251 с.
- Тихтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука. 612 с.
- Федотов Д.М. 1923. К вопросу о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и полухордовых // Изв. Биологического научно-исследовательского института при Пермском университете. Т. 2. Вып. 1. С. 1–11.
- Федотов Д.М. 1951. Тип иглокожих (Echinodermata) / Ред. Л.А. Зенкевич. Руководство по зоологии. Беспозвоночные. Т. 3. Ч. 2. М.: Советская наука. С. 460–591.
- Bateson W. 1885. The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*, with a suggestion on the affinities of the Enteropneusta // Quart. j. microscopical sci. N. ser. V. 25. P. 81–128.
- Bather F.A. 1900. The Echinoderma / Ed. E.R. Lankaster. A treatise on zoology. Pt III. London: Adam & Charls Black. 344 p.
- Becher S. 1906. Über *Synapta minuta* n. sp., eine brutpflegende Synaptide der Nordsee, und über die contractilen Rosetten der Holothurien // Zool. anzeiger. Bd 30. Nr. 16. S. 505–509.
- Becher S. 1907. *Rhabdomolgus ruber* Keferstein und die Stammform der Holothurien // Zeit. wissenschaft. zool. Bd 88. S. 545–689.
- Becher S. 1909. Die Stammesgeschichte der Seewalzen // Ergebnisse und fortschritte zool. Bd 1. S. 403–490.
- Cameron C.B. 2005. A phylogeny of the hemichordates based on morphological character // Can. j. zool. V. 83. P. 196–215.
- Cameron C.B., Garey J.R. Swalla B.J. 2000. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla // Proc. nat. acad. sci. USA. V. 97. № 9. P. 4469–4474.

- Cherbonnier G.* 1953. Recherches sur les Synaptes (Holothuries apodes) de Roscoff // Arch. zool. experiment. gén. T. 90. Fasc. 3. P. 163–185.
- David B., Mooi R.* 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata // Com. ren. l'Académie sci. Sér. 3. Sci. de la vie. T. 319. P. 577–584.
- David B., Mooi R.* 1998. Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology / Eds R. Mooi, M. Telford. Echinoderms: San Francisco. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 155–164.
- Dawydoff C.* 1948. Embryologie des Échinodermes / Ed. P.-P. Grasse. Traité de zoologie. T. 11. Paris: Masson et C^{ie} éd. P. 277–363.
- De Beer G. R.* 1958. Embryos and ancestors. 3 ed. Oxford: Clarendon press. 117 p.
- Garman H., Colton B.* 1883. Some notes on the development of *Arbacia punctulata* Lam // Stud. biol. lab. Johns Hopkins univ. V. 2. P.247–255.
- Gould S.J.* 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge Massachusetts, London: the Belknap Press of Harvard univ. press. 501 p.
- Hansen B.* 1956. Holothurioidea from depth exceeding 6000 meter // Galathea rep. V. 2. P. 33–54.
- Hansen B.* 1975. Systematics and biology of the deep-sea holothurians. Pt I. Elaspoda. Galathea rep. V. 13. 262 p.
- Haude R.* 1994. Fossil holothurians: Constructional morphology of the sea cucumber, and the origin of the calcareous ring / Eds B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux. Echinoderms through time. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 517–522.
- Haude R.* 1995. Die Holothurien-Konstruktion: Evolutionsmodell und ältester Fossilbericht // N. jb. geol. paläont. Abh. Bd 195. № 1–3. S. 181–198.
- Haude R.* 1997. *Nudicorona*, eine devonische Holothurie // Fossilien. Jg. 14. Hf. 1. S. 50–57.
- Haude R.* 2002. Origin of the holothurians (Echinodermata) derived by constructional morphology // Mitteilungen mus. natur. Berlin. Geowissenschaften. Rh. 5. S. 141–153.
- Heding S.* 1935. *Myriotrochus eurycylus* n. sp. A new pedate holothurian from the Kara-Sea // Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København. Bd 98. P. 229–234.
- Hotchkiss F.H.C.* 1995. Lovén's law and adult ray homologies in echinoids, ophiuroids, edriasteroids, and ophiocistoid (Echinodermata: Eleutherozoa) // Proc. biol. soc. Washington. V. 108. № 3. P. 401–435.
- Hotchkiss F.H.C.* 1998. A “rays-as-appendages” model for the origin of pentamerism in echinoderms // Paleobiology. V. 24. № 2. P. 200–214.
- Hyman L.H.* 1955. The invertebrates: Echinodermata // The coelomate Bilateria. V. 4. New York, Toronto, London: McGraw-Hill Book Company. 763 p.
- Inaba D.* 1930. Notes on the development of a holothurian, *Caudina chilensis* // Sci. rep. Tôhoku imp. univ. 4 ser. (Biol.). V. 5. № 2. P. 215–248.

- Jefferies R.P.S.* 1979. The origin of chordates – a methodological essay / Ed. M.R. House. The origin of major invertebrates groups. London: Academic Press. P. 443–477.
- Kaestner A.* 1963. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. Teil I: Wirbellose. Lief. 5. S. I–VI, 981–1423.
- Kaul-Strehlow S., Stach T.* 2013. A detailed description of the development of the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* using SEM, TEM, Histology and 3D-reconstructions // *Front. zool.* 2013. V. 10. № 53 (6 September 2013) <http://www.frontiersinzoology.com/content/10/1/53>.
- Kerr A., Kim J.* 1999. Bi-penta-bi-decaradial symmetry: a review of evolutionary and developmental trends in Holothuroidea (Echinodermata) // *J. experiment. zool. Pt B: Molecular and developmental evolution.* V. 285. P. 93–103.
- Lang A.* 1894. Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie. Zweite Abtheilung. Jena: Verlag von Gustav Fisher. 1888. S. 567–1198.
- Ludwig H.* 1889–1892. Die Seewalzen. Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier Reichs. Bd 2. Abt 3. Echinodermen (Stachelhäuter). Buch 1. 460 s.
- Mashanov V.S., Zueva O.R., Heinzeller Th., Dolmatov I.Yu.* 2006. Ultrastructure of the circumoral nerve cords in holothurians (Echinodermata) // *Zoomorphology.* V. 125. P. 27–38.
- Mashanov V.S., Zueva O.R., Heinzeller Th.* et al. 2007. Developmental origin of the adult nervous system in a holothurian: an attempt to unravel the enigma of neurogenesis in echinoderms // *Evol. develop.* V. 9. № 3. P. 244–256.
- McKinney M.L., McNamara K.J.* 1991. Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York, London: Plenum press. 437 p.
- McNamara K.J.* 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony // *J. paleontol.* V. 60. № 1. P. 413.
- McNamara K.J.* 1997. Shapes of time: the evolution of growth and development. Baltimore, London: the Johns Hopkins univ. press. 342 p.
- McNamara K.J., McKinney M.L.* 2005. Heterochrony, disparity, and macroevolution // *Paleobiology.* V. 31. Suppl. 2. P. 17–26.
- Menker D.* 1970. Lebenszyklus, Jugendentwicklung und Geschlechtsorgane von *Rhabdomolgus ruber* (Holothuroidea: Apoda) // *Marine biol.* V. 6. P. 167–186.
- Metschnikoff E.* 1869. Ueber die Systematische Stellung von *Balanoglossus* // *Zool. anzeiger.* Bd 4. S. 139–143, 153–157.
- Mitsukuri K.* 1912. Studies on Actinopodous Holothurioidea // *J. coll. sci. imp. univ. Tokyo.* V. 29. Art. 2. P. 1–284.
- Mooi R., David B.* 1993. Ontogeny and origin of the brooding system in Antarctic urchin (Echinodermata, Holasteroidea) // *Zoomorphology.* V. 113. P. 69–78.
- Mooi R., David B.* 1997. Skeletal homologies of echinoderms // *Paleontol. soc. pap.* V. 3. P. 305–335.
- Mooi R., David B., Marchand D.* 1994. Echinoderm skeletal homologies: classical morphology meets modern phylogenetics / Eds B. David, A. Guille, J.-P. Feral, M. Roux. Echinoderms through time. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 87–97.

- Raff R.R., Kaufman T.C. 1983. Embryos, genes, and evolution. The developmental-genetic basis of evolutionary changes. London, N-Y: Collier Macmillan publ. 424 p.
- Reich M. 2013. How many species of fossil holothurians are there? / Ed. J. Craig. Echinoderms in a Changing World: Proc. 13 Intern. echinoderm conf. January 5-9 2009, Univ. Tasmania, Hobart Tasmania, Australia. London: Taylor & Francis Group. P. 23–51.
- Reich M., Stegemann T.R. 2013. Holothurian body fossil (Echinodermata) from various Phanerozoic Fossil Lagerstätten: an overview / Eds J. Reitner, Q. Yun, W. Yongdong, M. Reich. Palaeobiol. geobiol. fos. Lagerstätten through Earth History. A joint conf. “Paläontologische Gesellschaft” and “Palaeontological Society of China”, Göttingen, Germany, September 23-27, 2013. Univ. Göttingen. P. 130–131.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. Zweite Auflage. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. Geest & Portig K.G. 364 S.
- Rogacheva A., Gebruk A., Alt C.H.S. 2012. Swimming deep-sea holothurians (Echinodermata: Holothuroidea) on the northern Mid-Atlantic Ridge // Zoosymposia. V. 7. P. 213–224.
- Rozhnov S.V. 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the early paleozoic // Paleontol. j. V. 36. Suppl. № 6. P. 525–674.
- Rozhnov S.V. 2012. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the Echinoderms // Paleontol. j. V. 46. № 8. P. 780–792.
- Runnström S. 1927. Über die Entwicklung von *Leptosynapta inhaerens* (O.Fr. Müller) // Bergens mus. Årbok. naturvidensk. rekke. № 1. S. 1–80.
- Ruppert E.E., Balser E.J. 1986. Nephridia in the larvae of hemichordates and echinoderms // Biol. bul. V. 171. P. 188–196.
- Selenka E. 1876. Zur Entwicklung der Holothurien (*Holothuria tubulosa* und *Cucumaria doliolum*). Ein Beitrag zur Keimblättertheorie // Zeit. wissenschaft. zool. Bd 27. Hf. 2. S. 155–178.
- Semon R. 1888. Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen // Jenischen zeit. naturwissen. Bd 22. (N. F. Bd. 15). S. 175–309.
- Simpson G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. N-Y: Columbia univ. press. 247 p.
- Smiley S. 1986. Metamorphosis of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea) and its phylogenetic implication // Biol. bul. V. 171. P. 611–631.
- Smiley S. 1988. The phylogenetic relationships of holothurians: a cladistic analysis of the extant echinoderm classes / Eds C.R.C. Paul, A.B. Smith. Echinoderm phylogeny and evolutionary biology. Oxford: Clarendon press. P. 69–84.
- Smirnov A.V. 2012. System of the class Holothuroidea // Paleontol. j. V. 46. № 8. P. 793–832.
- Smith A.B. 1984. Classification of the Echinodermata // Palaeontology. V. 27. Pt 3. P. 431–459.

- Spengel J.W.* 1893. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. V. 18. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 762 p.
- Stach T.* 2002. Minireview: on the homology of the protoceol in Cephalochordata and 'lower' Deuterostomia // Acta zool. V. 83. P. 25–31
- Takhtajan A.* 1991. Evolutionary trends in flowering plants. N-Y: Columbia univ. press. X+241 p.
- Von Ubisch L.* 2013. Die Anlage und Ausbildung des Skelettsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larvae und Imago // Zeits. Wissenschaftliche Zool. Bd 104. S. 119–156.
- Winchell C.J., Sullivan J., Cameron C.B.* et al. 2002. Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data // Molecular biol. evol. V. 19. № 5. P. 762–776.

SEA CUCUMBERS SYMMETRY (ECHINODERMATA: HOLOTHIROIDEA)

A.V. Smirnov

In this paper we analyze different types of symmetry, which exists in the class Holothuroidea. They refer to stages of evolutionary development of this group and a role of paedomorphosis in its origin. A new hypothesis, which explains a peculiar structure of sea cucumbers ambulacral system, was set up. We suppose that this peculiarity is connected with the spatial and temporal separation of the primary radial tentacles and radial ambulacral channels development. We argue a homology of radial ambulacral channels of sea cucumbers and radial ambulacral channels of other Eleutherozoia.

Keywords: sea cucumbers, symmetry, paedomorphosis, heterochrony.

СИММЕТРИЯ, АСИММЕТРИЯ И ДИССИММЕТРИЯ У МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Н. Соловьёв

Палеонтологический институт РАН, Москва
ansolovjev@mail.ru

Рассмотрены развитие двусторонней симметрии панциря морских ежей в процессе экзоциклизации, а также явления диссимметрии, проявляющиеся в структуре парных интерамбулакров и апикальной системы. Своеобразная метамерия свойственна амбулакральным полям, для отдельных элементов которых характерна симметрия подобия – операция трансляции в каждом поле приводит к повторению формы, но не происходит равного совмещения отдельных пластинок. Значительная асимметрия петалоидов у некоторых неправильных морских ежей связана с выполнением амбулакральными ножками различных функций в смежных рядах петалоидов.

Правильным морским ежам свойственна радиальная пятилучевая симметрия, правильность которой нарушена рядом плоскостей симметрии. Наиболее выражены – мадрепоровая плоскость, которая проходит через 2-й интерамбулак и V-й амбулак (в ней находится мадрепорит) и плоскость Ловена, проходящая через III-й амбулак и 5-й интерамбулак (рис. 1). Известно, что у формирующихся в процессе метаморфоза правильных (*Paracentrotus lividus*, *Echinus microtuberculatus*, *Arbacia pustulosa*) и неправильных (*Echinocardium cordatum*) морских ежей в расположении скелетных пластинок, педицеллярий и игл различается билатеральная симметрия, плоскость которой пересекается с плоскостью симметрии личинки – эхиноплутеуса по продольной оси личинки под прямым углом. Затем эта «примордиальная билатеральная симметрия» сменяется радиальной симметрией, которая у правильных морских ежей становится окончательной, а у неправильных вырабатывается новая билатеральная симметрия, плоскость которой (упомянутая выше плоскость Ловена) не совпадает с «примордиальной плоскостью» (Иванова-Казас, 1978).

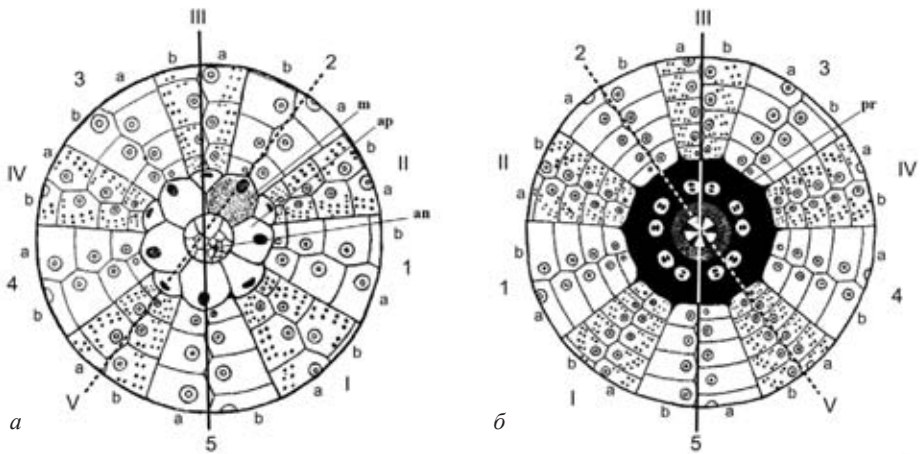


Рис. 1. Схема строения панциря правильного морского ежа *Echinus* (*a* – вид с аборальной и *b* – оральной сторон). Обозначения: ар – апикальная система, м – madreporит, ан – анус, пр – перистом; римскими цифрами обозначены амбулакральные поля; арабскими цифрами обозначены интерамбулакральные поля; сплошной линией показана плоскость Ловена, пунктирной линией – madreporовая плоскость (по: Дьяконов, 1923; изменено).

Диссимметрия панциря проявляется необычным образом у правильных морских ежей кайнозойского семейства *Echinometridae* (рис. 2). У ряда родов этого семейства панцирь имеет эллиптическую форму; длинная ось эллипса пересекает ось, соответствующую плоскости Ловена под углом. У разных родов этого семейства эта ось располагается тремя способами: (1.) через окулярную пластинку I и генитальную 3 (род *Echinometra*), (2.) через окулярную пластинку II и генитальную 4 (род *Heterocentrotus*), (3.) через окулярную пластинку IV и генитальную 1 (род *Zenocentrotus*). Таким образом, панцирь в случае (2.) можно условно считать левым, а в случае (3.) – правым и они составляют диссимметричную пару (Moore, Fell, 1966). Большинство

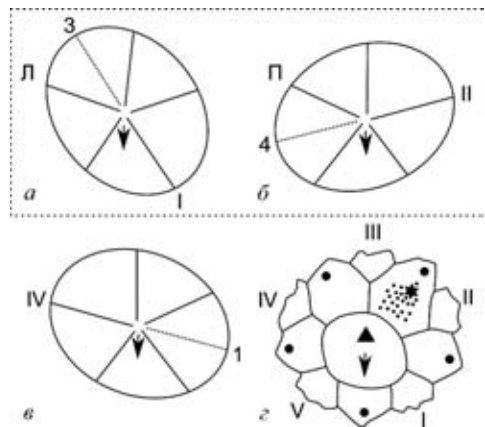


Рис. 2. Необычная (эллиптическая) форма панциря у правильных морских ежей семейства *Echinometridae*: *a* – *Echinometra* (продольная ось проходит через амбулакр I и интерамбулакр 3); *б* – *Heterocentrotus* (продольная ось проходит через амбулакр II и интерамбулакр 4); *в* – *Zenocentrotus* (продольная ось проходит через амбулакр IV и интерамбулакр 1); *г* – апикальная система. Панцири *Echinometra* и *Heterocentrotus* можно рассматривать как левый (Л) и правый (П) энантиоморфы. Обозначения: ▲ анус; * madreporит; ↓ направление перемещения ануса к заднему краю панциря (по: Moore, Fell, 1966; изменено).

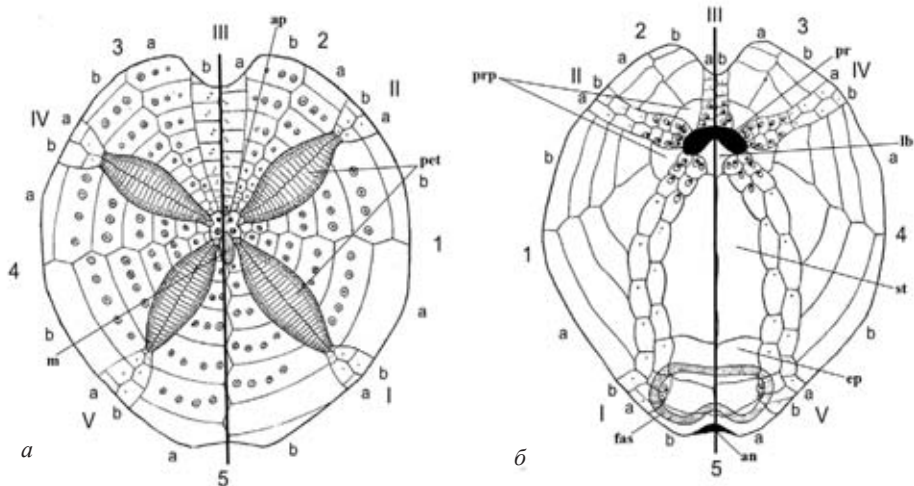


Рис. 3. Схема строения панциря современного неправильного морского ежа (*Spatangis*): вид с аборальной и оральной сторон. На оральной стороне видно симметричное расположение стернальных (st) и эпистернальных (ep) пластинок пластрона, а также парных интерамбулакров 2 и 3; 1 и 4. Обозначения: ap – апикальная система, m – мадрепорит, pr – перистом, prp – приротовые непарные интерамбулакральные пластинки, lb – лабрум, fas – субанальная фасциола, pet – петалоиды; сплошной линией показана плоскость Ловена (по: Дьяконов, 1923; изменено).

эхинометрид обитает на коралловых рифах, в полостях и извилистых ходах известкового субстрата; некоторые являются сверлильщиками. По-видимому, форма панциря этих морских ежей дает преимущество для обитателей соответствующих биотопов и связана с их образом жизни. Вероятно их правизна или левизна не играют в данном случае существенной роли. Она определяется ранними стадиями постларвального онтогенеза, в частности, порядком закладки тех или иных пластинок при метаморфозе. Плоскость Ловена слабо проявляющаяся у правильных морских ежей, хорошо распознается у неправильных морских ежей, т. к. вдоль нее происходит смещение к заднему краю панциря перипрокта, вышедшего из апикальной системы (процесс экзоциклизации) (Соловьёв, Марков, 2004), а перистома – к его переднему краю; она становится, по-существу, сагиттальной плоскостью и относительно нее происходят все преобразования симметрии тела.

Формирование двустороннесимметричного панциря наиболее ярко проявляется в эволюции отряда Spatangoida (зеркально равные структуры нижней поверхности панциря – пластрон с крупными стернальными пластинками, амфиплакоидные парные интерамбулакры; этмолитическая апикальная система с четырьмя или двумя генитальными порами и сильно вытянутом мадрепоритом, разделяющим задние генитальные и окулярные пластинки) (Соловьёв, 1983). Наибольшего совершенства двусторонняя симметрия достигает у кайнозойских представителей отряда (рис. 3). До-

казаны очевидные преимущества экзоциклизма и указанных симметрических преобразований; они были связаны с освоением рыхлых донных осадков и с необходимостью активного передвижения в толще грунта закапывающихся форм, каковыми являются большинство спатангоидов. Вместе с тем, встречаются различные отклонения от правильной двусторонней симметрии. Отметим некоторые из них. В некоторых эволюционных линиях, например, в линии поздне мелового рода *Micraster* (Пославская, Москвин, 1959; Пославская, Соловьёв, 1964, 1998, 2009) асимметричными становятся адоральные части 1-го (правого) и 4-го (левого) интерамбулакров – и это сохраняется у всех более поздних видов вплоть до позднего кампана. В 1-м интерамбулакре образуется в сантоне у *M. rostratus* меридоплакоидная структура – к приротовой пластинке примыкает одна следующая за ней пластинка, а 4-й интерамбулакр всегда остается амфиплакоидным (к приротовой пластинке примыкают две пластинки). Эти виды с такой структурой интерамбулакров можно назвать «правыми» (левых энантиоморфов среди них нет); этот феномен можно считать проявлением диссимметрии (рис. 4). Механизмы значительных изменений конфигурации пластинок и их относительного размера в процессе онто- филогенеза

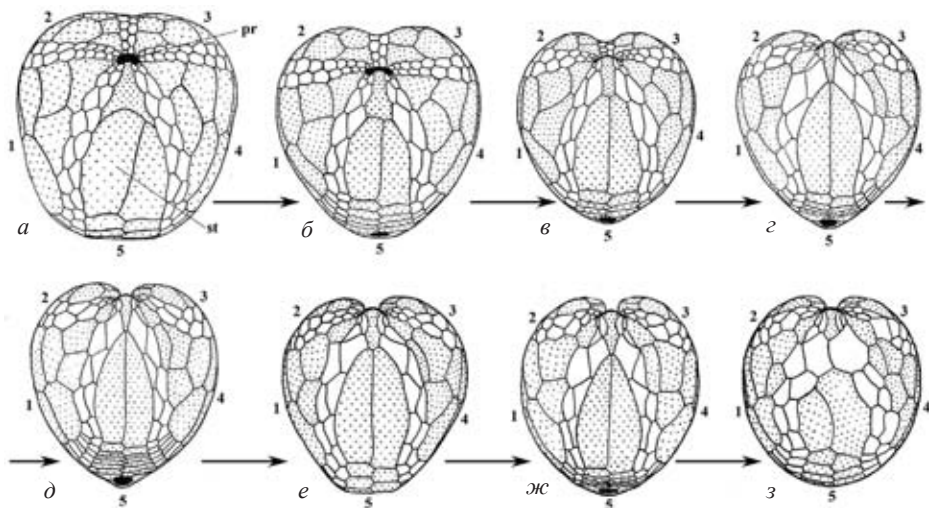


Рис. 4. Эволюционная линия поздне мелового рода *Micraster*. Панцири изображены с оральной стороны; интерамбулакры заполнены точками: *a* – *Micraster subglobus* Posl. нижняя часть верхнего турона, *б* – *Micraster cortestudinarium* Goldf., верхний турон – нижний коньяк, *в* – *Micraster coranguinum* Klein, верхний коньяк – нижний сантон, *г* – *Micraster rostratus* Mant., сантон, *д* – *Micraster schroederi* Stoll., нижняя часть нижнего кампана, *е* – *Micraster coravium* Posl., верхняя часть нижнего кампана, *ж* – *Micraster brongiarti* Herbert, верхний кампан, *з* – *Micraster grimmensis* Nietsch., верхняя часть верхнего кампана. Обозначения: *pr* – перистом, *st* – стернальные пластинки пластрона; арабскими цифрами обозначены интерамбулакры (Пославская, Москвин, 1959; Соловьёв, 1998).

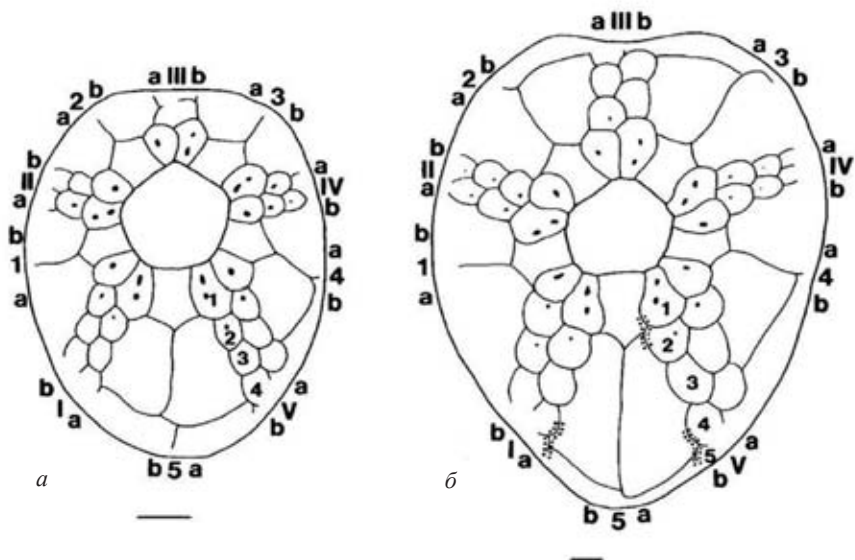


Рис. 5. Адоральные части панциря ювенильных экземпляров *Echinocardium cordatum* на панцире длиной: *a* – 1,45 мм и *б* – 3,1 мм. Параллельные ряды точек покрывают зоны транслокации пластинок. Масштабные линейки 0,2 мм (McNamara, 1987).

объясняются явлением меридиональной и экваториальной транслокации. В результате этого явления происходит неравномерный рост и резорбция участков пластинок, приводящие к «скольжению» швов между отдельными пластинками (рис. 5, 6) (McNamara, 1987).

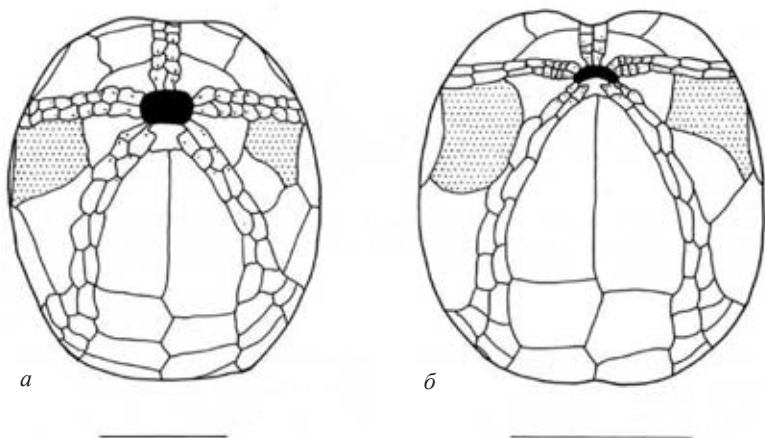


Рис. 6. Расположение адоральных пластинок: *a* – у ювенильного и *б* – взрослого экземпляра *Protaster australis*. Видна онтогенетическая экспансия вторых пластинок интерамбулакров 1б и 4а (заполнены точками) путем экваториальной транслокации между пластинками 1 и 2 смежных интерамбулакравных рядов – соответственно 1а и 4б. Масштабная линейка для ювенильного экземпляра – 5 мм, для взрослого – 40 мм (McNamara, 1985).

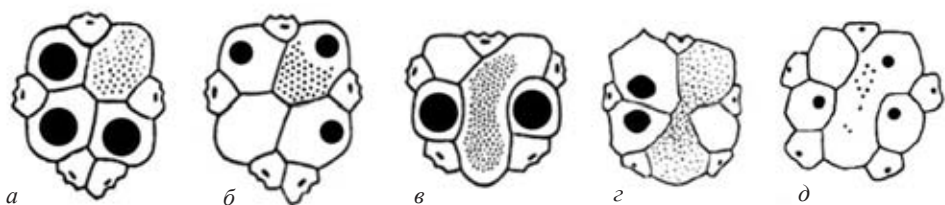


Рис. 7. Редукция генитальных пор на разных генитальных пластинках в апикальной системе морских ежей отряда Spatangoida: а – *Cyclaster*, верхний мел (отсутствует пора на 2-й пластинке – мадрепорите), б – *Orthaster*, верхний мел (отсутствует пора на 4-й пластинке), в – *Kertaster*, палеоцен (отсутствует поры на 2-й и 3-й пластинках), з – *Plesiopatagus*, эоцен (отсутствует поры на 1-й и 2-й пластинках), д – *Anabrissus*, совр. (отсутствует пора на 3-й пластинке). См. также рис. 8.

Другие проявления диссимметрии мы встречаем в структуре апикальной системы. Это связано с редукцией одной или двух гонад и соответственно – генитальных пор на разных генитальных пластинках (рис. 7).

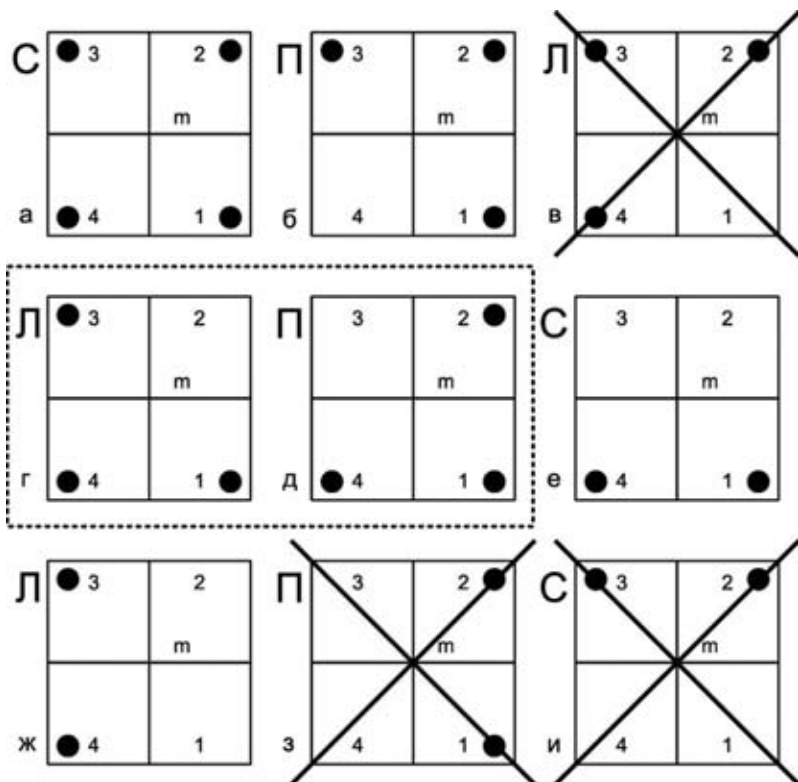


Рис. 8. Схема расположения генитальных пор на генитальных пластинках (1-4) апикальной системы морских ежей отряда Spatangoida (окулярные пластинки не показаны). С – симметричное расположение пор; П – “правые” формы, Л – “левые” формы; не встречающиеся сочетания зачеркнуты; m – мадрепорит; г и д – левый и правый энантиоморфы.

Назовем левыми диссимметрические модификации, когда сохраняются поры (одна или две) на 3-й и 4-й (левых) генитальных пластинках и правыми те модификации, у которых сохраняются одна или две поры на 1-й и 2-й (правых) пластинках. Частота встречаемости этих модификаций различны (рис. 8). Из 9-ти возможных вариаций три никогда не встречаются. Только две модификации составляют «зеркальную пару»: левая (отсутствует пора на 2-й пластинке) и правая (отсутствует пора на 3-й пластинке) при этом отсутствие поры на 2-й пластинке (мадрепорите) – явление обычное (начиная с конца позднего мела оно присутствует у представителей нескольких семейств – *Cyclasteridae*, *Shizasteridae*, *Isasteridae* и др.), а отсутствие поры на 3-й пластинке встречено только у одного современного рода *Anabrissus* (семейство *Brissidae*) (рис. 7д). Редуцию поры на мадрепорите легче объяснить функционально; при общей тенденции к олигомеризации гонад, потеря этой гонады является наиболее естественной, т. к. это «освобождает» место в том секторе полости тела, где находится осевой комплекс органов.

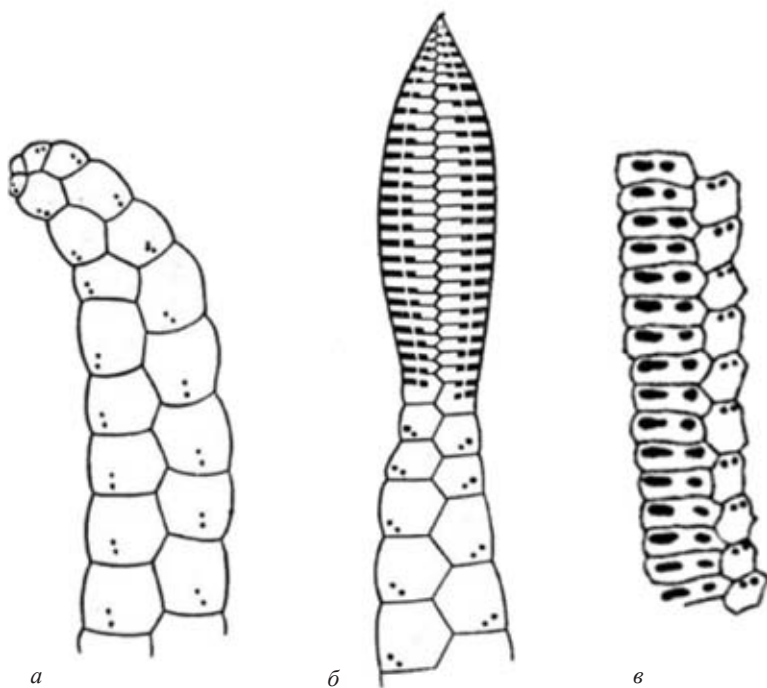


Рис. 9. Адапикальные части амбулакров морских ежей отряда *Spatangoida*: *a* – ленто-видный, *б* – петалоидный, *в* – часть левого переднего петалоида амбулакра IV, **неправильного** морского ежа *Washitaster longisulcus* (*Spatangoida*, *Toxasteridae*), альб США (видно резко асимметричное строение левой и правой ветвей петалоида). (Соловьёв, 1971; Марков, Соловьёв, 2002).

Рассматривая симметрию у морских ежей, надо сказать и о ее проявлении в отдельных органах. Это касается прежде всего амбулакров (рис. 9). Для них характерна симметрия подобия. В типичном случае, проводя операцию трансляции в каждом амбулакральном поле, мы видим повторяющуюся форму отдельных пластинок, но не получаем равного их совмещения. Однако у правильных морских ежей правый и левый ряды в них идентичны по форме и количеству пластинок (рис. 1). У неправильных морских ежей, особенно у спатангоидов, картина существенно иная (рис. 3, 9). Так, в петалоидных частях амбулакров отдельные ряды в каждом поле могут быть резко асимметричны и отличаться по форме, величине и количеству пластинок, что связано с выполнением амбулакральными ножками различных функций – дыхания, осязания, очистки панциря и др. (рис. 9в). Таких примеров очень много.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дьяконов А.М. 1923. Морские ежи (Echinoidea). Иглокожие (Echinodermata). Т. 1. Вып. 1. Фауна России и сопредельных стран / Ред. Н.В. Насонов. Петроград. 361 с.
- Иванова-Казас О.М. 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 166 с.
- Марков А.В., Соловьёв А.Н. 2002. Морские ежи рода *Washitaster (Spatangoida)*, морфология и систематическое положение // Палеонтол. журн. № 4. С. 45–56.
- Пославская Н.А., Москвин М.М. 1959. Морские ежи. Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма / Ред. М.М. Москвин. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та природных газов. М. С. 242–304.
- Пославская Н.А., Соловьёв А.Н. 1964. Класс Echinoidea (морские ежи). Отряд Spatangoida / Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погоноферы, щетинкочелюстные. М.: Недра. С. 174–189.
- Соловьёв А.Н. 1983. Симметрия морских ежей спатангоидов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Т. 58. Вып. 4. С. 45.
- Соловьёв А.Н. 1998. Эволюционные линии некоторых меловых и кайнозойских родов морских ежей и их интерпретация. Тез. докл. 44 сес. Палеонтол. об-ва. СПб. С. 94–95.
- Соловьёв А.Н. 2009. Сомогенез как аспект филогенеза и его значение для стратиграфии (на примере морских ежей). Мат-лы 55 сес. Палеонтол. об-ва. СПб. С. 140–142.
- Соловьёв А.Н., Марков А.В. 2004. Ранние этапы эволюции неправильных морских ежей / Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. Ред. И.С. Барсков, Т.Б. Леонова, А.Г. Пономаренко. М.: ПИН РАН. С. 77–86.
- Fisher F.G. 1966. Spatangoids. Echinoids / Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt U. Echinodermata 3. V. 2. Ed. R.C. Moore. P. 543–628.

McNamara. 1987. Plate Translocation in Spatangoid Echinoids: its Morphological, Functional and Phylogenetic Significance // *Paleobiology*. V. 13. № 3. P. 321–325.

Moore R.C., Fell H.B. 1966. Homology of echinozoon rays / *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt U. Echinodermata 3. V. 1. Ed. R.C. Moore. P. 119–131.

SYMMETRY, ASYMMETRY AND DISSYMMETRY IN ECHINOIDS

A.N. Solovjev

The development of bilateral symmetry of echinoid test in the process of exocyclisation and phenomena of dissymmetry in the structure of paired interambulakra and apical system are examined. Peculiar metamery is typical of ambulakra, some plates of which are characterized by the symmetry of similarity. The operation of translation in every ambulacrum leads to identity of form, however, it does not lead to equal coincidence of each plate. The considerable asymmetry of petaloids of some irregular echinoids is the result of different functions of tube feet in adjacent petaloid rows.

Keywords: Echinoids, symmetry, asymmetry, dissymmetry.

АБЕРРАЦИИ В СТРОЕНИИ ЧАШЕЧКИ У КЛАДИДНЫХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ИЗ ПОДМОСКОВНОГО КАМЕННОУГОЛЬНОГО БАССЕЙНА

С.В. Рожнов¹, Г.В. Миранцев²

Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН, Москва

¹rozhnov@paleo.ru, ²gmirantsev@gmail.com

Изучены aberrации дискретных признаков чашечек и рук у каменноугольных морских лилий Подмосквовного бассейна, представленные преимущественно в коллекциях Палеонтологического института. Aberrации неравномерно распределены по таксонам, от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10 %. Отдельно рассмотрены aberrации инфрабазального, базального радиального венчиков, анальных табличек и ветвление рук. Показано, что aberrации, затрагивающие один из венчиков, обычно почти не влияют на соседние венчики, за исключением пограничных частей. Это свидетельствует о значительной независимости их формирования друг от друга. Взаимовлияние обычно ограничивается лишь подгонкой в онтогенезе пограничных частей соседних венчиков для полного закрытия чашечки. Тем не менее, в некоторых случаях дистальные части одной из инфрабазальных табличек или проксимальные одной из радиальных внедряются на территорию базального венчика, размыкая его, делая разорванным. Это может свидетельствовать о закладке базального венчика в онтогенезе после инфрабазального и даже радиального не только у таких aberrантных форм, но и, возможно, в ходе нормального онтогенеза. Aberrации в анальной арее связаны, в основном, с изменением числа табличек, расположенных в пределах чашечки, и с местоположением и формой радиальной таблички. В ветвлении рук выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус А и интеррадиус CD.

Ключевые слова: aberrация, асимметрия, изменчивость, морские лилии, карбон, Московская синеклиза.

ВВЕДЕНИЕ

Аберрантные формы среди современных и ископаемых животных и растений, наиболее яркие формы которых нередко называют монстрами, привлекают внимание многих исследователей. Особенно это касается резких изменений дискретных признаков, так как их изменчивость могла указывать на возможные магистральные эволюционные пути развития, как прошлые, уже осуществившиеся, так и будущие, «ждущие» подходящих условий в окружающей среде. Но главное значение каталогизации «монстров» и изучения особенностей их появления оказалось в понимании морфогенеза сначала в индивидуальном, а затем и в историческом развитии. Это началось с известной сводки У. Бейтсона «Материалы для изучения вариаций», в которой он каталогизировал и описал большое число «монстров» из самых разных таксонов животного мира (Bateson, 1894). В ней были и лягушки с измененным числом позвонков, бабочки с необычным числом или размещением ярких глазков на крыльях, насекомые с ногой на месте антенны, люди с увеличенным числом пальцев на руках или ногах, и многие другие отклонения. Бейтсон разделил все известные ему аберрации на простые, связанные лишь с измененным числом повторяющихся частей, и на гомеотические, когда одни органы или части тела заменены на напоминающие другие. В конце двадцатого века гомеотические мутанты были изучены на молекулярно-генетическом уровне. В результате были выявлены гомеотические гены, формирующие общую структуру тела животного, среди которых наиболее известны Хокс-гены.

Изучение аберраций среди ископаемых форм, особенно у позвоночных и иглокожих, имеет особое значение, так как позволяет выявить некоторые особенности «глубокого» онтогенеза. Примером может служить выявление особенностей онтогенеза позвонков у триасовых амфибий (Шишкин, 1987), доказательство перемещения рта с переднего конца личинки иглокожих на задний у ископаемых морских лилий и эокриноидей (Рожнов, 2012; Rozhnov, 1998). Изучение аберраций у иглокожих имеет свои особые проблемы, так как они могут отражать особенности морфогенеза при переходе от билатерально-асимметричных форм к радиально-симметричным (Rozhnov, 2012) как в онтогенезе, так и в филогенезе. Дискретные аберрации хорошо известны у некоторых пермских бластоидей (Macurda, 1980) и некоторых других пельматозойных иглокожих (Яковлев, 1948). Но наибольшее их число известно у морских лилий, прежде всего, у тех из них, которые встречаются в массовом количестве.

Тело большинства морских лилий состоит из нескольких основных частей: кроны, включающей теку и отходящие от нее руки, стебля, на котором крона держится в толще воды, и прикрепительного образования или цирра, с помощью которых стебель прикрепляется к грунту. Тека морских лилий состоит из чашечки, охватывающей большую часть тела с аборальной сто-

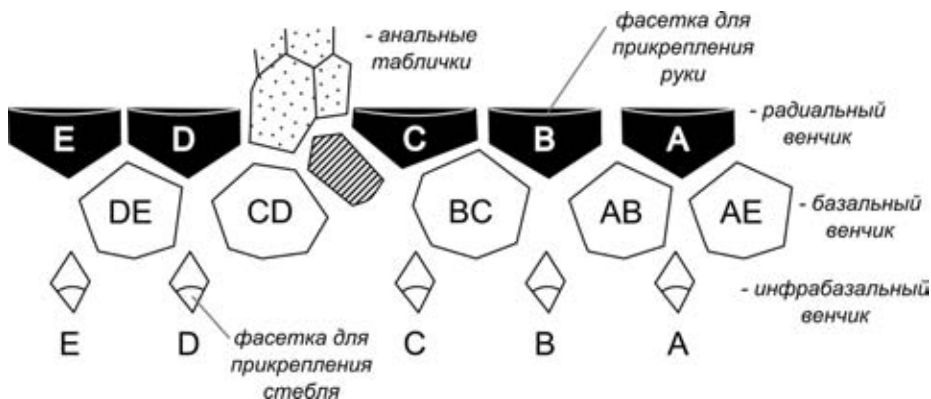


Рис. 1. Схема строения чашечки кладидной морской лилии. Радиальные таблички закрашены черным цветом, радианальная табличка закрашена штриховкой, X-анальные и вышележащие таблички закрашены крапом.

роны, и крышечки (тегмена), прикрывающей тело с оральной стороны. Кроме рук, от теки отходят еще и анальные структуры, в виде анального мешка, руковидного отростка или небольшого выроста на тегмене. Чашечка обычно построена двумя, базальным и радиальным венчиками табличек, у моноциклических форм, или тремя, с дополнительным инфрабазальным венчиком, у дициклических представителей. Для морских лилий, как и большинства радиально-симметричных иглокожих, характерна пятилучевая симметрия. В чашечке эта симметрия выражена в виде пяти почти одинаковых табличек, составляющих каждый венчик. Таблички в соседних венчиках обычно смещены относительно друг друга на 36 градусов, напоминая своим расположением кирпичную кладку. С функциональной точки зрения, это укрепляет чашечку, и теку в целом. При морфогенетическом подходе важно выяснить, было ли такая аранжировка у морских лилий исходной, и, если нет, то как происходило смещение табличек относительно друг друга. Для обозначения положения табличек в теке используется терминология, отражающая венчик, (радиальные, базальные, инфрабазальные) и сектор, в которых находится табличка. Для обозначения каждого из пяти секторов, или как их принято называть радиусы, за основу принимаются обозначения радиальных табличек заглавными латинскими буквами А, В, С, D, Е по системе Карпентера: радиальная табличка, расположенная напротив анальной ареи обозначается заглавной латинской буквой А; далее, по часовой стрелке, радиальные таблички и соответствующие им радиусы обозначаются латинскими буквами В, С, D и Е (Ubaghs, 1978; рис. 1). Базальные таблички смещены по отношению к радиальным на половину радиуса. Поэтому их положение называют интеррадиальным и обозначают двумя буквами соответствующих двух радиусов, в которых они находятся (АВ, ВС, CD, DE, EA). Анальная арея расположена в интеррадиусе CD. Инфрабазальные таблички располагаются радиально и обозначаются

теми же буквами, что и радиальные таблички. От каждой из радиальных табличек отходила рука, которая могла последовательно ветвиться несколько раз. Ветвление происходило на особом, с двумя дистальными фасетками, аксиллярном членике. Пятилучевая симметрия чашечки часто нарушается наличием одной или нескольких дополнительных табличек в радиальном венчике. Они расположены в интеррадиусе, который называют анальным, так как на эти таблички опираются структуры анального мешка.

Кроме стандартных отклонений от пятилучевой симметрии, входящих в план строения того или иного таксона, среди морских лилий с различной частотой встречаются нарушения, связанные с изменением путей индивидуального развития отдельной особи. Эти нарушения чаще всего выражены в изменении числа табличек в одном или нескольких венчиках чашечки или изменении величины и формы отдельных табличек. Подобные нарушения известны также в строении рук и стебля. Такие aberrации уверенно отличаются от изменений в скелете, вызванных прижизненным повреждением чашечек и последующим залечиванием травм. Прежде всего, об этом свидетельствует отсутствие каких либо следов повреждений на скелете. Кроме того, при регенерации в поврежденной части чашечки возникают характерные многочисленные мелкие таблички, прикрывающую травмированную область. Характерная уменьшенная копия рук возникает при регенерации их поврежденной части (Миранцев, 2013).

Различные aberrации в строении морских лилий уже были детально описаны в литературе и в некоторых случаях позволили расширить данные о морфогенезе морских лилий. Например, удалось реконструировать порядок заложения рук и радиальных табличек при анализе отклонений морских лилий от пятилучевой симметрии (Rozhnov, 2002). Находка aberrантных форм у пизокринид (диспаридные морские лилии) позволила выявить происхождение их необычной нижней радиальной таблички (Рожнов, 1981; Rozhnov, 2002). Многие отклонения от пятилучевой симметрии среди морских лилий собраны Ю.А. Арендтом в специальной монографии (Арендт, 1981). Описанию разнообразных aberrаций среди палеозойских морских лилий Северной Америки посвящены работы Х. Стримпла по американских каменноугольным морским лилиям (Strimple, 1957; Pabian, Strimple, 1978). Анализ этих aberrаций привел авторов к предположению, что большинство aberrаций не имеют эволюционного значения и лишь небольшая их часть позволяет наметить общие тенденции дальнейшей эволюции группы. Некоторые интересные aberrации указаны при описании новых таксонов криноидей (Яковлев, 1926; Арендт, 1981, 1997; Арендт, Зубарев, 1993) или при анализе необычных форм (Рожнов, 1983). Изучение aberrаций в строении чашечки кладидных морских лилий из Подмосквового каменноугольного бассейна значительно расширяет данные об отклонениях в индивидуальном развитии ископаемых морских лилий.

Аберрации в строении чашечки и рук морских лилий были выявлены при просмотре коллекций каменноугольных криноидей Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ (№ 83), а также Берлинского музея естественной истории (БМЕИ). Среди примерно 3 000 экземпляров чашечек было выявлено около 50 aberrантных экземпляров криноидей. Главные типы нарушений фотографировались и зарисовывались в виде детальных схем строения aberrантной чашечки. Выявленные aberrации были классифицированы по типу нарушений строения скелета в каждом таксоне. Для вида *Moscovicrinus multiplex* (Trd.) описаны вариации в ветвлении рук в разных радиусах и выявлены характерные и необычные особенности ветвления. Полученные данные анализировались с морфогенетической точки зрения и сравнивались с известными данными по онтогенезу морских лилий.

Онтогенез современных морских лилий изучен лишь у нескольких форм, преимущественно у бесстебельчатых морских лилий. У большинства ископаемых морских лилий последовательность появления табличек и их перемещений в ходе онтогенеза неизвестны из-за отсутствия находок экземпляров на ранней стадии развития скелета. Исключением являются гипокриниды уникальной сохранности, на которых удалось построить онтогенетические последовательности (Арендт, 1970), а также некоторые диспаридные морские лилии (Sevastopulo, Lane, 1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Аберрации в строении чашечки оказались распределены неравномерно, как в процентном отношении, так и в абсолютном числе, среди разных родов морских лилий из каменноугольных отложений Подмосквовного бассейна. Больше всего aberrаций удалось выявить, прежде всего, у *Belashovicrinus gjelensis* (сем. Agassizocrinidae) и нескольких родов кромиокринид (*Mooreocrinus*, *Cromyocrinus*, *Ulocrinus*; рис. 2). Богатый материал по aberrативной изменчивости, особенно по роду *Mooreocrinus*, происходит главным образом из отложений неверовской свиты ст. Шиферная. Среди остальных видов из общего списка таксонов морских лилий подмосквовного карбона (Миранцев и др., 2012) aberrантных форм не обнаружено, даже при массовом материале. Процентное соотношение aberrантных экземпляров к нормальным различно у разных криноидей. В одной популяции, состоящей более чем из 200 экземпляров неописанных морских лилий (сем. Decadocrinidae), происходящих из т. н. «рыбного слоя» карьера Домодедово (песковская свита) был обнаружен только один aberrантный экземпляр. По-видимому, сходным невысоким уровнем aberrантной изменчивости обладали широко распространенные в низах суворовской свиты

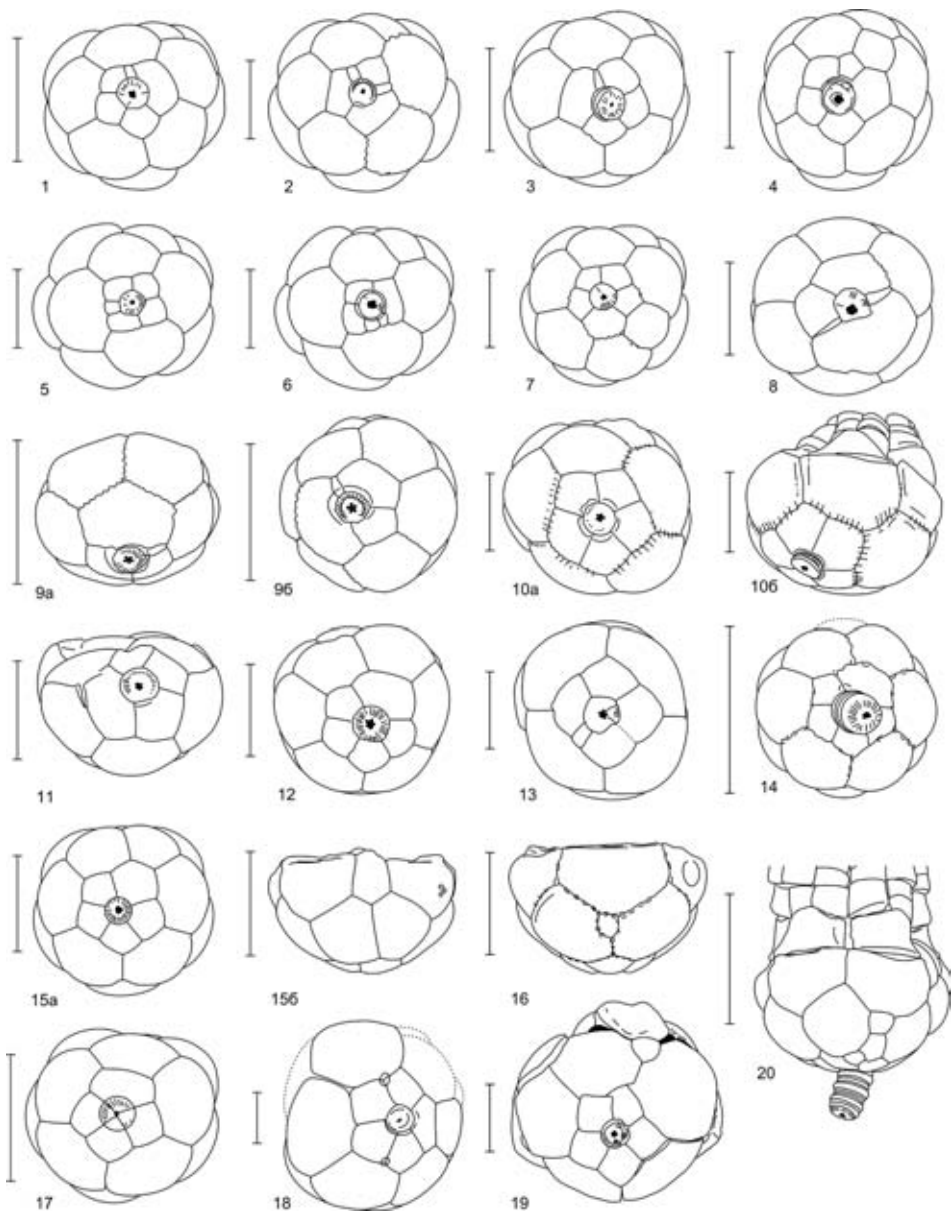


Рис. 2. Аберрантные экземпляры морских лилий семейства Cromyocrinidae из верхнего карбона Подмосквья: *Cromyocrinus simplex* Trautschold (11, 13, 14, 18-19); *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold) (1-8, 10, 12, 15-17, 20) и *Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov (9): 1 – экз. ПИН, № 3678/794, чашечка снизу, инфрабазаль С уменьшена, а В увеличена; 2 – экз. ПИН, № 3678/795, чашечка снизу, инфрабазали В и D уменьшены, а А и Е увеличены; 3 – экз. ПИН, № 3678/455, чашечка снизу, инфрабазаль D уменьшена, а Е увеличена; 4 – экз. ПИН, № 3678/484, чашечка снизу, инфрабазаль С уменьшена, а В увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая расположена под радианальной табличкой; 5 – экз. ПИН, № 3678/542, чашечка снизу, в базальном венчике четыре таблички (DE либо

морские лилии *Hydriocrinus pusillus* Trd. Из нескольких сотен экземпляров из Мячковских карьеров пока не было обнаружено ни одного аберрантного экземпляра (Ю.А. Арендт, перс. сообщение). Больше всего аберрантных форм (около 10 % от общего числа) встречено у *Belashovicrinus gjelensis* Arendt et Zubarev, 1993 из русавкинской свиты Гжели.

Полученные данные удобно показать, дифференцируя нарушения по их проявлению в разных венчиках, несмотря на то, что нарушения в одном венчике иногда влекли нарушения строения и в других венчиках.

Инфрабазальный венчик

Всего обнаружено более 20 нарушений стандартного строения инфрабазального венчика. Большая часть нарушений связана с изменением формы некоторых табличек из-за нарушений строения базального венчика. Изменения числа инфрабазальных табличек редки, и известны только случаи уменьшения их числа до четырех у семи экземпляров (рис. 2: 9, 11, 17). Уменьшение числа инфрабазальных табличек происходило, по-видимому, за счет срастания соседних табличек. У экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (колл. № 5348; рис. 2: 17) произошло слияние табличек С и D. При этом, как и у нормальных экземпляров, общая форма инфрабазального венчика остается пятиугольной. Отсутствует лишь шов между инфрабазальными С и D, и объединенная табличка занимает точное место этих двух табличек. В четырех случаях «квадратный» инфрабазальный венчик с уменьшенной одной или двумя табличками сочетается с базальным венчиком из четырех

EA отсутствуют), инфрабазаль Е уменьшена; 6 – экз. ПИН, № 3678/797, чашечка снизу, базальная табличка ВС отсутствует, инфрабазалии А и В уменьшены, С – увеличена; 7 – экз. ПИН, № 3678/51, чашечка снизу, шесть табличек в базальном венчике, шестая, (? нижняя радиальная) располагается под радиалью В; 8 – экз. ПИН, № 5371 б/н, чашечка снизу, в инфрабазальном венчике четыре таблички (А и В слиты), табличка ?С сильно редуцирована, D увеличена; в базальном венчике четыре таблички – отсутствует базаль АВ; 9 – экз. ПИН, № 5348/591, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – снизу, отсутствует базаль АЕ, в инфрабазальном венчике четыре таблички: D – редуцирована, С – увеличена, А и Е слиты; 10 – экз. ПИН, № 5348 б/н, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса А, отсутствует базаль АЕ, радиаль А контактирует с инфрабазальными табличками А и Е, инфрабазальный венчик несколько увеличен; 11 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, инфрабазали D и Е слиты; 12 – экз. ПИН, № 3678/793, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек, инфрабазаль С увеличена; 13 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, в базальном венчике четыре таблички (DE либо EA отсутствуют), инфрабазаль Е уменьшена; 14 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек (шестая расположена под радианальной табличкой), инфрабазаль С увеличена; 15 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка, а – вид снизу, б – вид сбоку, со стороны анального интеррадиуса, инфрабазаль С увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая – ?радианальная; 16 – экз. ПИН, № 3678/658, чашечка сбоку, со стороны радиуса А, дополнительная маленькая табличка (? нижняя радиальная) под радиалью А; 17 – экз. ПИН, № 3678/658, чашечка снизу, инфрабазалии С и D слиты; 18 – экз. ПСМ, № 83/28, в базальном венчике шесть табличек; 19 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек (небольшая шестая табличка расположена между базальными ВС и CD под радианальной табличкой); 20 – экз. ПИН, № 5348 б/н, корона, вид сбоку, со стороны интеррадиуса DE, три маленькие таблички (?нижние радиальные) в базальном венчике под радиалью D. Длина масштабной линейки – 10 мм.

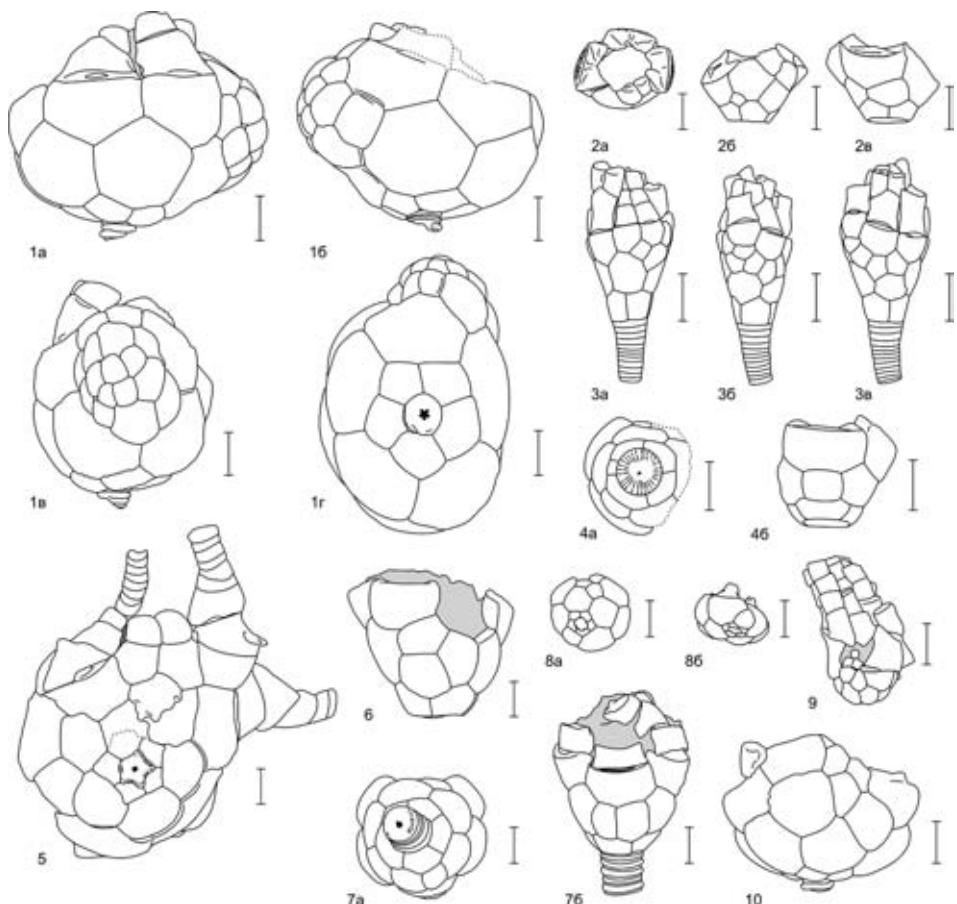


Рис. 3. Аберрантные экземпляры различных кладидных морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосковья: 1 – *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – сбоку, со стороны интеррадиуса BC, в – сбоку, со стороны анального интеррадиуса, г – снизу, необычное разрастание анальной ареи; 2 – *Pegocrinus cf. bijugus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, а – сверху, б – сбоку, со стороны радиуса D, в – сбоку, со стороны интеррадиуса АВ, трехрукий экземпляр, в базальном венчике четыре таблички (отсутствует базаль ЕА), в радиальном венчике четыре таблички (?А (или Е), В, С и D), три из которых, кроме D, несут фасетки для прикрепления рук; 3 – *Blothrocrinidae* gen. et sp. indet., ПИН, экз. № 5450 б/н, чашечка, а – сбоку, со стороны анального интеррадиуса, б – сбоку, со стороны радиуса С, в – сбоку, со стороны радиуса D, в базальном венчике семь дополнительных (?нижних радиалей) табличек; 4 – *Pegocrinus bijugus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны интеррадиуса ЕА, инфрабазаль Е уменьшена, А увеличена, базальная табличка ЕА уменьшена, в радиальном венчике четыре таблички; 5 – *Aesiocrinus patens* (Trautschold), ПИН, экз. 137/23, чашечка снизу, шестирукий экземпляр, в базальном венчике ?шесть табличек, в радиальном венчике – семь табличек (первая дополнительная радиаль с рукой расположена между анальными табличками и радиалью С, вторая дополнительная радиаль без руки (?нижняя радиальная Е) расположена между радиалами А и Е), в состав чашечки вошли также две вышележащие таблички анального интеррадиуса; 6 – *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold), ПИН, экз. 137/935, чашечка со стороны интеррадиуса АВ, в базальном венчике семь табличек (две дополнительные таблички в интеррадиусе АВ); 7 – *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold), БМЕИ, экз. № МВ.Е. 142, чашечка, а – снизу,

табличек (рис. 2: 5, 6, 13). Число радиальных табличек у этих экземпляров оставалось равным пяти.

Наиболее частые отклонения в строении инфрабазального венчика связаны с изменением строения базального венчика и приспособлением его к изменению формы базальных табличек. В этом случае при сохранении общего числа инфрабазалей обычно меняется их форма: отдельные таблички могут быть сильно сжаты за счет увеличения других (рис. 2: 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 15, 18; рис. 3: 4a). Например, у экземпляров кромиокри- нид *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/542; экз. № 3678/397; рис. 2: 5, 6) и *Cromyocrinus simplex* (колл. № 5348; рис. 2: 13) с четырьмя базальными табличками инфрабазалей пять, однако форма инфрабазального венчи- ка становится прямоугольной за счет смещения отдельных табличек и от- сутствия заостренной дистальной части у одной из инфрабазалей. Но из- менения формы инфрабазального венчика не всегда одинаковы, даже при сходных нарушениях базального венчика. Так, у каждого из двух экземпляр- ов *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/542; экз. № 3678/397; рис. 2: 5, 6) форма и положение табличек в четырехугольном инфрабазальном венчике различается: у первого экземпляра самая маленькая табличка в инфраба- зисе – Е, остальные таблички примерно одинакового размера; в то время как у второго – В и С самые маленькие, а табличка D в два раза больше остальных табличек А и Е. Следует отметить, что при недоразвитии отдель- ных табличек могло произойти смещение всего венчика влево или вправо, поэтому интерпретация гомологии отдельных табличек не всегда однознач- на. У экземпляра *Cromyocrinus simplex* форма инфрабазального венчика и размеры составляющих его табличек сходны с таковыми с экземпляром *Mooreocrinus geminatus* № 3678/542: у обоих инфрабазаль Е маленькая и сходно расположена (рис. 2: 13). При появлении в базальном венчике до- полнительных табличек (рис. 2: 4, 7, 12, 14, 15, 18; рис. 3: 7a) в инфрабазаль- ном венчике сохраняются пять табличек, но отдельные таблички несколько увеличиваются в размере и изменяются в форме за счет появления новых граней. Однако, изменение формы и размеров табличек инфрабазального венчика могло происходить независимо от вышележащего базального. У трех экземпляров *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/794; экз. № 3678/795;

б – сбоку, со стороны радиуса А, в базальном венчике семь табличек, две дополнительные таблички (?нижние радиалии) располагаются под радиалью А; 8 – ?Decadocrinidae gen. et sp. indet., ПИН, экз. № 5450 б/н, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса А, в базальном венчике три таблички (базалии АВ и DE отсутствуют); 9 – Graphiocrinidae gen. et sp. indet., ПИН, экз. № 3678/521, четырехрукая крона со стороны анального радиуса С, радиаль С сильно уменьшена и не имеет руки; 10 – *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, сбоку, со стороны анального интеррадиуса, между базаль- ми CD и DE и радиалью D располагается нижняя радиаль D, радиаль D при этом несколько уменьшена в размере, в состав чашечки также вошли вышележащая четвертая анальная табличка. Длина масштабной линейки 10 мм.

экз. № 3678/455; рис. 2: 1, 2, 3) базальный венчик состоит из пяти табличек одинакового стандартного размера, а таблички инфрабазального венчика значительно различаются между собой размерами. У экз. № 3678/794 наименьшая инфрабазальная табличка расположена в радиусе С, тогда как инфрабазаль в радиусе В примерно вдвое шире каждой из остальных табличек нормального размера (рис. 2: 1). Сходная абберрация наблюдается у экз. № 3678/455, однако там наименьшая табличка расположена в радиусе D, а наибольшая – в E (рис. 2: 2). У экз. № 3678/794 присутствуют сразу две маленькие таблички в радиусах В и D, и две большие в А и E (рис. 2: 3). Такое несоответствие может быть объяснено недоразвитием одной или нескольких табличек в инфрабазальном венчике и соответствующей компенсацией за счет соседней таблички.

Базальный венчик

Наиболее распространенной (более 35 экземпляров) абберрацией является появление дополнительных табличек в базальном венчике. Дополнительные таблички в базальном венчике располагались между главными и были обычно значительно меньшего размера (рис. 2: 16, 19, 20). В некоторых случаях в интеррадиусе на месте одной базалии присутствуют, располагаясь друг над другом, две-три относительно крупные таблички (верхние и нижние базалии, Рожнов, 1983). Подобные абберрации выявлены у трех экземпляров *Moscovicrinus multiplex* из Мячково (рис. 3: 6, 7). В этих случаях общая пятилучевая симметрия сильно не нарушалась. В более редких случаях имелись дополнительные серии табличек из вертикальных, либо горизонтальных рядов (рис. 3: 3). У некоторых экземпляров *Belashovicrinus gjelensis* число дополнительных маленьких табличек в этих рядах доходило до 12 (рис. 4: e, ж).

У абберрантного экземпляра неопisanного нового рода и вида блотрокриноидей из верхнего карбона имеется целый ряд из семи верхних базалей (рис. 3: 3; рис. 4: б). В базальном венчике в интеррадиусе АВ находятся три таблички – одна большая, нижняя и две более мелкие, расположенные сверху. На месте радиальной таблички находятся две небольшие таблички. Не очень ясна интерпретация четырех табличек – крупной (?верхней базальной ВС) и трех более мелкого размера расположенных в интеррадиусе ВС под радиалью С, справа от анального интеррадиуса.

У ряда абберрантных экземпляров наблюдается разрыв базального венчика. При этом в месте разрыва происходит контакт радиальных и инфрабазальных табличек. У экз. *Moscovicrinus* (рис. 4: а), судя по всему, на ранней стадии онтогенеза было заложено четыре базальные таблички. Разросшаяся дистальная часть радиальной таблички D заняла место отсутствующей базальной CD, при этом радиальная табличка была сдвинута вверх, так, что в итоге все вышележащие анальные таблички, включая анальную

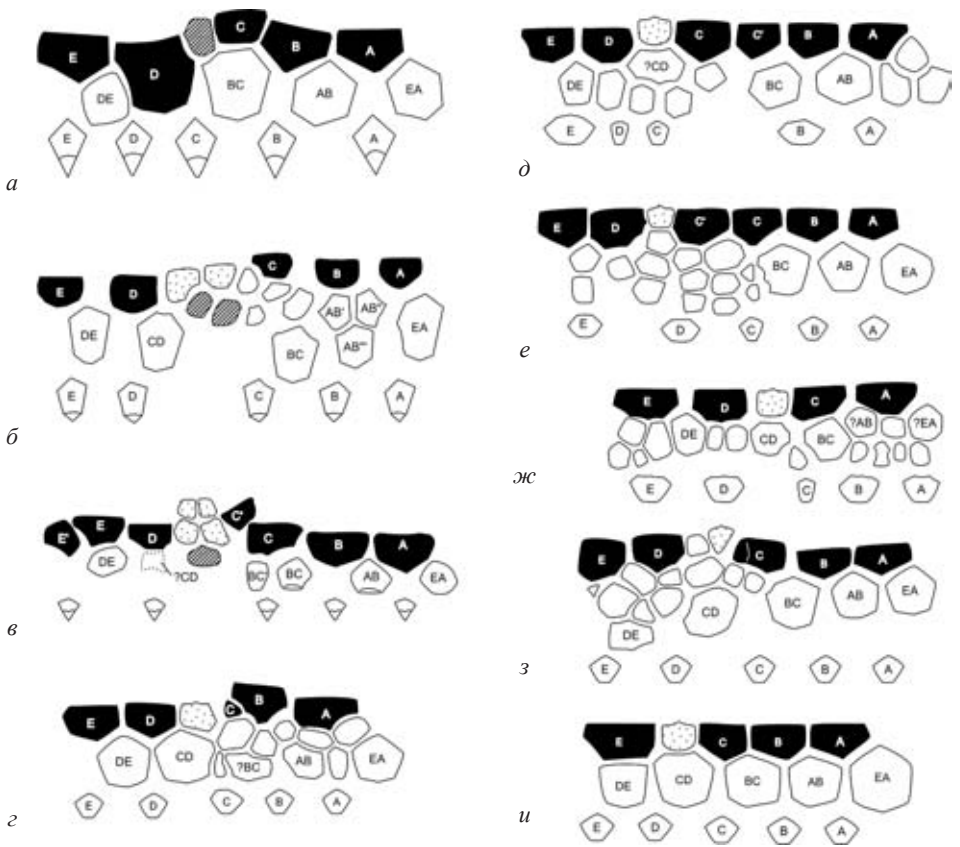


Рис. 4. Развертки aberrантных экземпляров кладидных морских лилий: *a* – *Moscovicinrus multiplex* (Trd.) (экз. ПИН, № 5450, б/н) четыре базальные таблички (отсутствует базаль CD, ее место занимает разросшаяся радиаль D), анальный интеррадиус смещен вверх; *б* – *Blothrocrinidae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5450 б/н, в базальном венчике семь дополнительных (?нижних радиалей) табличек; *в* – *Aesiocrinus patens* (Trd.), экз. ПИН, № 137/23, шестирукий экземпляр, **семь радиальных табличек (на радиале E')**, **шесть базальных табличек**; *г-и* – *Belashovicrinus gjelensis* Arendt et Zubarev: *г* – экз. ПИН, № 5348 б/н; четырехрукий экземпляр (рука в радиусе С не развита), с семью дополнительными табличками в базальном венчике; *д* – экз. ПИН, № 5348 б/н; шестирукий экземпляр (лишняя радиаль расположена между радиусами С и В), с шестью дополнительными табличками в базальном венчике; *е* – экз. ПИН, № 5348 б/н; шестирукий экземпляр (лишняя радиаль расположена между радиусом С и анальным интеррадиусом), с двенадцатью дополнительными табличками в базальном венчике; *ж* – экз. ПИН, № 5348 б/н; четырехрукий экземпляр (отсутствует радиаль В), с двенадцатью дополнительными табличками в базальном венчике; *з* – экз. ПИН, № 5348 б/н; пятирукий экземпляр с (?) шестью радиальями (шестая расположена между анальным интеррадиусом и радиусом D) и девятью дополнительными табличками в базальном венчике; *и* – экз. ПИН, № 5362 б/н; четырехрукий экземпляр (отсутствует радиаль D).

X, оказались за пределами чашечки. У экз. *Mooreocrinus geminatus* (колл. № 5348; рис. 1: 10) отсутствует базаль EA, сам венчик при этом несколько увеличен по сравнению с обычными экземплярами. Кроме того несколько увеличена радиаль A, контактирующая с инфрабазальными табличками A и E. У экземпляра *Ulocrinus* (№ 3678/591; рис. 1: 9) отсутствует базаль DE, а ее место занимает сильно разросшаяся инфрабазальная табличка A+E, при этом инфрабазаль D сильно редуцирована в размере.

В ряде случаев уменьшение числа базалей ведет к заметному изменению формы чашечки. У неописанной морской лилии, предположительно относящейся к новому роду в семействе Decadocrinidae Strimple et Moore, 1971, из «рыбного слоя» карьера Домодедово с тремя базальями, базаль EA сильно редуцирована в размере (более чем вдвое). Базалии AB и DE отсутствуют. Их место занимают соответственно радиалии A и E, граничащие в нижней части с инфрабазальным венчиком. При этом форма чашечки несколько кособокая, скошенная в сторону радиуса C (рис. 3: 8). Сходная аберрация выявлена у экземпляра *Pegocrinus* sp. из Ямского карьера (колл. № 3678). Экземпляр неполной сохранности: сохранился только инфрабазальный венчик, три базалии – CD, DE и EA и одна радиаль. Но по граням сохранившихся табличек удастся реконструировать полное строение чашечки. Ясно видно, что место базальной таблички AB занимает разросшаяся радиаль A, контактирующая с инфрабазальным венчиком.

Радиальный венчик

В радиальном венчике аберрации связаны с уменьшением (девять экземпляров) или, увеличением (восемь экземпляров) числа табличек в горизонтальном ряду и появлением в одном из радиусов одной или нескольких дополнительных табличек в вертикальном ряду (верхней или нижней радиалии, три экземпляра). У неописанного представителя семейства Graphiocrinidae из верхнего карбона ст. Шиферная (экз. № 3678, рис. 3: 9) с четырьмя руками отсутствует фасетка на необычно маленькой радиальной табличке C. У одного из четырехруких экземпляров *Belashovicrinus gjelensis* радиаль C сильно редуцирована в размере (рис. 4: z). У второго четырехрукого экземпляра *Belashovicrinus* с 17 базальными табличками точно идентифицировать отсутствующую радиальную табличку затруднительно, но, по-видимому, отсутствует радиаль B (рис. 4: ж). Между тем, у всех трех изображенных ранее четырехруких *Belashovicrinus* отсутствовала радиальная табличка A (Арендт, Зубарев, 1993). У экз. *Mooreocrinus geminatus* (колл. № 5348, рис. 3: 10) в радиальном венчике радиуса D находятся две таблички, расположенные одна над другой в вертикальном ряду. На верхней табличке имеется фасетка для прикрепления руки, по ширине значительно меньшего размера, чем в остальных радиусах. Нижняя табличка располагается на месте обычной радиальной таблички D. Вследствие некоторого увеличения

высоты чашечки в радиусе D и прилегающих интеррадиусах, в состав чашечки вошла дополнительная четвертая анальная табличка, обычно располагающаяся вне пределов чашечки. Слева эта четвертая анальная табличка граничит с верхней радиалью D. У другого экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (колл. 5362) радиаль С сильно редуцирована и уплощена, и лежит большей своей частью на радиальной табличке, которая по своему происхождению является, очевидно, нижней радиальной (Philip, 1964, 1965; Rozhnov, 2002). Кроме того, в базальном венчике расположено семь табличек, при этом одна из табличек лежит в радиусе В и, возможно, является нижней радиальной к соответствующей табличке В.

У экземпляра *Pegocrinus* cf. *bijugus* (Trd.) имеются только четыре (?А (или Е), В, С и D) радиальные таблички, три из которых несут фасетки (ПИН, колл. № 5348 б/н; рис. 3: 2). Четвертая радиаль D зажата слева между примыкающей радиалью и анальными табличками. Кроме того базальный венчик данного экземпляра разорванный: в базальном венчике четыре таблички, одна из которых (?DE) сильно редуцирована в размерах.

Большой интерес представляет аберрантный шестирукий (? семирукий) экземпляр *Aesiocrinus patens* (Trd.) из Мячково (экз. 137/23; рис. 3: 5; рис. 4: в). Его чашечка немного деформирована, тем не менее, удастся охарактеризовать почти все морфологические особенности чашечки. В радиусе С присутствуют две радиальные таблички, одна из которых расположена выше и смещена в сторону анального интеррадиуса. От нее отходит рука несколько меньших размеров, чем в других радиусах. Судя по положению таблички, она является по происхождению, видимо, верхней радиальной, поскольку примыкает своим дистальным концом слева к верхней части радиали С. Возможно, в радиусе Е тоже было две таблички, верхняя и нижняя, хотя верхняя радиаль и отходящие от нее руки не сохранились. На это указывает отсутствие явных следов фасетки для прикрепления руки на предполагаемой седьмой радиали, расположенной между радиальями А и Е. Однако, если эта табличка по происхождению действительно радиальная, то она является нижней радиальной Е, в то время как к более крупной верхней радиальной Е сверху прикреплена хорошо развитая рука. У этого экземпляра был целый комплекс аберраций: в базальном венчике было, по-видимому, шесть табличек, небольшая табличка расположена между базальными CD и DE, над радиалью D. Кроме того анальная арка смещена вниз, поэтому в состав чашечки, помимо анальной таблички X, дополнительно входят две вышележащие таблички анального хоботка.

Анальная арка

Аберрации в анальной арке связаны, в основном, с изменением числа табличек, входящих в состав чашечки, и с расположением и формой радиальной таблички.

Экземпляры *Mooreocrinus geminatus* (Trd.) из верхнекаменноугольных отложений ст. Шиферная проявляют большую изменчивость формы и размеров анальных табличек вплоть до их полного выхода за пределы дистальной границы радиальных табличек (рис. 2: 15 – одна табличка в составе чашечки). Один из экземпляров этого вида (колл. № 5348) демонстрирует обратный процесс – разрастание анальной ареи в пределах чашечки до 16 табличек вместо трех у нормальных экземпляров, образующих сильное боковое выпячивание (рис. 3: 1). Остальные таблички чашечки этого экземпляра имеют обычную форму размер и положение, за исключением слегка оттянутых краев радиальных и базальных табличек у границы разрастания табличек анальной области.

Особенности ветвления рук у *Moscovicrinus multiplex* (Trd.)

Представители рода *Moscovicrinus multiplex* сравнительно часто встречаются в песковской и суворовской свитах, что позволило собрать представительную коллекцию этого вида. В ней представлены почти целые экземпляры крон хорошей сохранности, что позволило детально изучить морфологию и изменчивость строения рук. Вариации в ветвлении рук у *M. multiplex* были отмечены в литературе (Trautschold, 1879; Яковлев, Иванов, 1956). Однако в этих работах, в основном, рассматривались лишь отдельные примеры изменчивости количества и положения примибрахиалей и секундибрахиалей. Было отмечено, что в каждом радиусе было обычно по два, реже три этих скелетных элемента; количество ветвлений в разных радиусах изменчиво, но обычно не больше трех (одно ветвление первого порядка и два – второго), и лишь крайне редко встречаются ветвления более высокого третьего порядка. Это, в частности, нашло отражение на неполном и не совсем точном диагнозе рода приведенном в “Treatise” (Moore, 1978).

Изучив коллекцию ПИН РАН и проанализировав достаточно большое количество экземпляров, нам удалось выявить интересные закономерности в расположении ветвей и особенностях их ветвления. Оказалось, что в радиусе А число ветвлений наименьшее – одно ветвление. Исключением является единственный экземпляр (№ 137/1173) с четырьмя ветвями (ветвления двух порядков). В радиусах В и Е чаще всего расположено по три (реже четыре) ветви. В случае трех ветвей, их положение ассиметрично: в радиусе Е второе ветвление происходит только на правой ветви, а в радиусе В – только на левой (рис. 5). В двух других радиусах С и D расположено по четыре (реже три) ветви. В случае трех ветвей, второе ветвление наблюдается как слева, так и справа. Таким образом, в расположении ветвей выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус А и интеррадиус CD. С морфофункциональной точки зрения, это могло быть связано с близким расположением этих ветвей к анальному отверстию, что делало нецелесообразным развитие здесь дополнительных ветвей из-за

	A	B	C	D	E
			?		
				?	

Рис. 5. Схема ветвления рук *Moscovicrinus multiplex* (Trd.). В столбцах приведены схемы ветвления рук в соответствующих радиусах (А, В, С, D и E) для разных экземпляров. Цифрами в кружке обозначено число соответствующих примибрахиалей и секундибрахиалей в разных радиусах для каждого экземпляра.

возможного засорения пищевых потоков в этих ветвях собственными фекальными пеллетами. Сравнение с другими морскими лилиями показывает, что ветвления в радиусе А у кладидных морских лилий в целом более вариabельны, чем в остальных радиусах, как и у *Moscovicrinus multiplex*. Кроме того, выявлен определенный порядок в изменчивости числа примибрахиалей: обычно их число равно двум во всех радиусах, но иногда встречаются и три примибрахиалии, но только в радиусах А, С, Е (а не только в А, как отмечено в "Treatise"). В радиусах В и D всегда по две примибрахиалии. Известен лишь один экземпляр с единственной примибрахиалью в радиусе D.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основные aberrации в изученных чашечках кладидных морских лилий из каменноугольных отложений Подмоскoвного бассейна связаны с изменением числа и размеров табличек в одном или нескольких венчиках. Их частота и особенности сильно меняются в зависимости от таксона. Частота aberrаций может колебаться от долей процента (<0.5 %) до 10 %. Морфологические проявления aberrаций колеблются от небольших изменений размеров и формы табличек, исчезновения одной таблички или появления дополнительной таблички в одном из венчиков до комплексного изменения состава табличек и их формы в двух или трех венчиках.

Aberrации инфрабазального венчика преимущественно заключаются в общем изменении его формы при адаптации изменения формы на границе с aberrантным базальным венчиком. Например, известно появление новой грани у инфрабазали С из-за появления лишней базальной таблички между стандартными табличками АВ и ВС (рис. 2: 4). Эта лишняя табличка расположена непосредственно под радиальной В и по своему происхождению может оказаться нижней радиальной В, появившейся до начала формирования базального венчика. В некоторых случаях aberrации инфрабазального и базального венчиков скоррелированы. Встречен экземпляр с единой большой инфрабазалью на месте двух стандартных табличек D и E (рис. 2: 11). Эта объединенная инфрабазаль контактирует непосредственно с радиальным венчиком, занимая место в разорванном базальном венчике отсутствующей таблички DE. В другом случае при стандартном радиальном венчике инфрабазальный венчик сильно изменен (только 4 инфрабазали, все разного размера, самая большая на месте А и В, совсем маленькая С, видимо из-за значительно разросшейся D). Большая разросшаяся инфрабазаль (А и В) занимает место еще и базальной АВ, разрывая базальный венчик, и контактирует непосредственно с радиальным венчиком (рис. 2: 8). Известен случай, когда инфрабазалей пять, но две из них А и В необычно маленькие, а С сильно разраслась, но не разрывает базальный венчик из четырех табличек (отсутствует базаль АВ) (рис. 2: 6). В другом случае из пяти инфрабазалей одна табличка Е необычно маленькая, остальные примерно одинакового

размера, но форма венчика почти квадратная, так как он контактирует с базальным венчиком из четырех одинаковых табличек – отсутствует базаль DE, либо AE (рис. 2: 5). Иногда аберрации захватывают все три венчика. Так, в инфрабазальном и базальном венчике по четыре табличке, а в радиальном имеются все пять табличек, но одна из них (D) заметно меньше остальных (рис. 2: 13). Нередко изменения в инфрабазальном венчике вообще не затрагивают базальный венчик, а тем более удаленный радиальный: при пяти инфрабазальных может разрастаться табличка C за счет маленькой D, остальные обычного размера (рис. 2: 1); могут разрастаться таблички E и A при маленьких B и D и обычной C (рис. 2: 2); известно слияние инфрабазальной C и D (рис. 2: 17) или D и E при остальных четырех обычного размера.

Возникает вопрос, какой из венчиков, базальный или инфрабазальный, развивается раньше в онтогенезе, и при аберрации в обоих венчиках какой из них оказывает свое влияние на другой? Прежде чем ответить на этот вопрос, рассмотрим основные аберрации базального венчика, которые не связаны с аберрациями инфрабазального венчика.

Базальный венчик оказывается наиболее подверженным разнообразным аберрациям. Сплошной базальный венчик из четырех одинаковых табличек, сочетающийся с инфрабазальным венчиком, был уже отмечен выше (рис. 2: 5, 6, 13). Может отсутствовать одна из табличек (AB или EA) и при этом венчик оказывается разорванным и место отсутствующей базали AB занимает либо сильно разросшаяся инфрабазаль (рис. 2: 8), либо на месте базали EA располагается дистальная часть радиальной таблички (рис. 2: 10). В одном случае базальный венчик разорван сразу в двух местах: базаль EA сильно редуцирована в размере, отсутствуют две базальные таблички AB и DE, и их место занимают проксимальные части радиалей A и E, контактирующие со стандартным инфрабазальным венчиком (рис. 3: 8). В этом случае проксимальные части всех пяти радиальных табличек обычные и одинакового размера. Значительно чаще в базальном венчике появляется одна или несколько дополнительных табличек. Обычно дополнительная табличка в базальном венчике тесно связана с радиальной, располагаясь непосредственно на ее дистальном продолжении и внедряясь между базальными табличками в их проксимальной части или иногда достигая инфрабазалей: под радиальной A (рис. 2: 16), под радиальной C (рис. 2: 4, 14), под радиальной (рис. 2: 19), под радиальной D (рис. 3: 10). Известен базальный венчик с семью табличками (рис. 3: 7). В этом случае дополнительные таблички почти одинакового размера с остальными расположены между базальными EA и AB, EA и DE под соответствующими радиальными A и E. По происхождению все эти дополнительные таблички в базальном венчике могут быть нижними радиальными, внедрившимися в базальный венчик в результате, видимо, более ранней закладки радиального венчика в онтогенезе (одновременно с базальными). Но известен слу-

чай, когда базальная табличка разделена на верхнюю и нижнюю (рис. 4: e). Иногда происхождение дополнительных табличек между базальными может быть менее однозначно определимым. Например, случай с тремя маленькими дополнительными табличками под радиальной D между базальными табличками CD и DE (рис. 2: 20). Но весьма вероятно, что это серия нижних радиальных табличек D, заложившимися в онтогенезе раньше базальных. Из этого можно сделать вывод, что дополнительные таблички в базальном венчике обычно связаны с внедрением в базальный венчик нижних радиальных табличек, возникающих при смещении закладки радиалей на более ранние онтогенетические стадии – одновременно с базальными, но после инфрабазальных. Такой вывод свидетельствует о том, что абберрации в базальном венчике могут определяться как изменениями в инфрабазальном венчике (редко), так и в радиальном венчике (чаще). Этот вывод подтверждается анализом комплексного изменения всех или только базального и радиального венчиков.

Абберрации радиального венчика, связанные с появлением дополнительных радиалей в горизонтальном ряду, в том числе, несущих фасетки для прикрепления рук, или исчезновением одной из радиалей, крайне редки в большинстве изученных таксонов. Исключение представляет *Belashovicrinus gjelensis* (рис. 1-10, табл. 3). У этого вида известно пять четырехруких чашечки и семь шестируких. Те и другие экземпляры имеют, как правило, дополнительные таблички в базальном венчике. При этом у всех абберрантных экземпляров инфрабазальный венчик остается всегда стандартным или лишь иногда слегка меняется форма и размеры проксимальных частей инфрабазалей, подстраивающихся к той или иной абберрации базального венчика. Из этого можно сделать вывод, что абберрации базального и радиального венчика были тесно связаны в своем онтогенетическом развитии, тогда как инфрабазальный венчик лишь слегка подстраивался к этим абберрациям, нормально закладываясь в онтогенезе, очевидно, раньше базального и радиального венчика. Многие дополнительные таблички без нарушения пятилучевой симметрии появляются как нижние радиальные таблички и даже как целые серии нижних радиальных табличек, иногда слегка смещенные в сторону от оси собственно радиальных табличек. Такое впечатление, что базальные и радиальные таблички в некоторых случаях закладывались без четко определенной системы или как вертикальные ряды разновременно возникающих табличек в течение онтогенеза смещающиеся относительно друг друга. И лишь соединение с радиальными табличками амбулакальных каналов организовывало их пятилучевой порядок.

Ветвление рук, подробно описанное в предыдущем разделе, иногда задерживалось в радиусах A и C, где происходило на третьем, а не на втором аксиллярном членике. Второе ветвление обычно отсутствовало в радиусе A. В целом, при всех отклонениях от обычного ветвления рук, в кроне со-

хранялась так называемая криноидная плоскость симметрии, проходящая через радиус А и анальный интеррадиус CD.

Аберрации в анальной арее заключаются в расположении радиальной таблички относительно радиальной С, ее размерах и степени включенности в анальных табличек в состав чашечки. Эти колебания могут быть объяснены изменчивостью их времени заложения относительно формирования радиальных табличек в онтогенезе.

Полученные данные по аберрациям совпадают с отрывочными литературными данными по онтогенезу некоторых ископаемых кладид, согласно которым в чашечке первыми закладываются инфрабазальные и оральные таблички (Арендт, 1970). Радиальные таблички формируются на более поздних онтогенетических стадиях и по своему происхождению связаны скорее с брахиялями, чем с другими табличками чашечки (Арендт, 1970). Об этом, например, свидетельствует находка экземпляра *Delocrinus* sp. с аксилярными примибрахиялями на месте радиальной таблички (Pabian, Strimple, 1978, fig. 3, G–J).

Было показано (Арендт, 1970), что радиали у некоторых палеозойских морских лилий в разных радиусах появляются не одновременно, как у современных морских лилий, а последовательно. Чаще всего первыми появляются радиали С и D, разделенные анальным интеррадиусом. У четырехруких форм обычно имеется одна радиаль на месте радиусов D и E (Pabian, Strimple, 1978, fig. 1, R–T) или радиусов А и E (Pabian, Strimple, 1978, fig. 1, P–Q) либо отсутствует радиаль E (Pabian, Strimple, 1978, fig. 1, U–V). У трехруких форм редукция обычно происходила в радиусах D и B. Это согласуется с общей тенденцией уменьшения интеррадиусов DE и BC и соответствующих радиальных табличек D и B в ходе онтогенеза у ряда кладидных криноидей. В некоторых случаях в ходе нарушения нормального хода онтогенеза отдельные радиали могли быть зажаты соседними табличками, помешав дальнейшему развитию руки. В таких случаях радиаль выполняла лишь функцию защиты внутренних органов в чашечке, образуя ее стенку, но не несла функцию опоры для руки. Подобный случай наблюдается на экземпляре *Apographocrinus* sp. (Pabian, Strimple, 1978, fig. 2, L–N), где радиальная табличка E с боков и сверху зажата соседними радиальными и не имеет дистальной фасетки.

Аберрации, затрагивающие один из венчиков, обычно почти не влияют на соседние венчики, за исключением пограничных частей. Это свидетельствует о значительной независимости их формирования друг от друга, которая ограничивается лишь подгонкой в онтогенезе пограничных частей соседних венчиков для полного закрытия чашечки. Тем не менее, в некоторых случаях дистальные части одной из инфрабазальных табличек или проксимальные одной из радиальных внедряются на территорию базального венчика, размыкая его, делая разорванным. Это может свидетельствовать о закладке базального венчика в онтогенезе после инфрабазального и даже

радиального не только у таких aberrантных форм, но и, возможно, в ходе нормального онтогенеза.

Отдельную ветвь aberrаций представляют экземпляры с атрофией анальных табличек. Уменьшение размеров анального мешка – одна из тенденций для верхнепалеозойских кладидных криноидей. При этом нередко анальные таблички, являющиеся опорой небольшому хоботковидному анальному мешку, полностью исчезали, как, например, у представителей Erisocrinidae. Подобные aberrации были ранее отнесены к числу так называемых “portentum”, или эволюционных, в которых могли прослеживаться общие тенденции дальнейшей эволюции отдельных групп морских лилий (Strimple, 1963; Pabian, Strimple, 1978).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные по aberrациям преимущественно дискретных признаков у каменноугольных морских лилий Подмосковного бассейна показывают неравномерное распределение aberrаций по таксонам, относительное число которых колеблется от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10 %. Причины этого связаны, видимо, с разным уровнем стабилизации онтогенетических путей развития у таксонов, обусловленной какими-то внутренними особенностями, так как все изученные виды обитали примерно в одинаковых условиях нормальносоленого мелководного моря. Изучение многочисленных aberrантных форм, как и редких aberrаций, дает большой материал для изучения и реконструкции возможных путей морфогенеза теки, как в индивидуальном, так и в историческом развитии. Этот материал, после его достаточно большого и таксономически широкого накопления для всех палеозойских морских лилий, как и для других пельматозойных иглокожих, может позволить создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы президиума РАН «Живая природа», гранта НШ-5928.2012.4 «Исследования эволюционно-морфологических и функционально-морфологических преобразований позвоночных и иглокожих в онто- и филогенезе в связи с адаптациями и выявлением закономерностей и механизмов эволюции» и гранта РФФИ 12-04-01750-а «Палеозойские истоки жизненных форм современных классов иглокожих». За предоставление доступа и возможность работы с коллекциями подмосковных морских лилий авторы благодарят В.В. Аркадьева и Г.М. Гатаулину (Палеонтолого-стратиграфический музей кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ) и К. Ноймана (Берлинский музей естественной истории).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендт Ю.А.* 1970. Морские лилии гипокриниды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 128. 220 с.
- Арендт Ю.А.* 1981. Трехрукие морские лилии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 189. 196 с.
- Арендт Ю.А.* 1997. Новые Подмосквовные каменноугольные криноидеи с четырьмя-шестью руками // Палеонтол. журн. № 4. С. 56–62.
- Арендт Ю.А., Зубарев Д.В.* 1993. Аберрантные криноидеи // Палеонтол. журн. № 1. С. 25–35.
- Миранцев Г.В.* 2013. Случаи регенерации у верхнепалеозойских морских лилий. Тез. докл. 16 школы-конф. 28 октября – 1 ноября 2013 г. и 9 конф. молодых ученых ин-та биол. разв. им. Н.К. Кольцова РАН 5-6 декабря 2013 г., Москва. С. 41–43.
- Миранцев Г.В., Кокорин А.И., Рожнов С.В.* 2012. Иголкожие в морских сообществах верхнего палеозоя по материалам с территории России и сопредельных регионов / Ред. А.И. Жамойда. Палеозой России: региональная стратиграфия палеонтология гео- и биособытия. 284 с.
- Рожнов С.В.* 1981. Морские лилии надсемейства *Pisocrinacea* // Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Наука. Т. 192. С. 1–127.
- Рожнов С.В.* 1983. Индивидуальная изменчивость дискретных признаков чашечки инадунатных криноидей // Палеонтол. журн. № 4. С. 105–109.
- Рожнов С.В.* 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Шишкин М.А.* 1987. Эволюция древних амфибий. М.: Наука. 143 с.
- Яковлев Н.Н.* 1926. Об аномалиях в строении чашечки морских лилий // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. Т. 4. С. 29–31.
- Яковлев Н.Н.* 1948. Случай неотении у цистоидеи *Hemicosmites* и его значение // ДАН СССР. Нов. сер. Т. 59. № 5. С. 949–951.
- Яковлев Н.Н., Иванов А.П.* 1956. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР // Л.: Госгеолтехиздат. Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 11. 141 с.
- Bateson W.* 1894. Materials for the Study of Variation: Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species. London: Macmillan & Company. 598 p.
- Macurda D.B.* 1980. Abnormalities of the Carboniferous blastoid *Pentremites* // J. paleontol. V. 54. № 6. P. 1155–1162.
- Pabian R.K., Strimple H.L.* 1978. Aberrant Pennsylvanian and Permian crinoids // Trans. Nebraska acad. sci. V. 5. P. 45–57.
- Philip G.M.* 1964. Australian Fossil Crinoids: 1. Introduction and Terminology for the Anal Plates of Crinoids // Linn. soc. New ser. Wales, Proc. V. 88. P. 259–272.
- Philip G.M.* 1965. Plate Homologies in Inadunate Crinoids // J. paleontol. V. 39. № 1. P. 146–149.

- Rozhnov S.V.* 1998. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony // Proc. European conf. echinoderms. Milan: Balkema. P. 385–390.
- Rozhnov S.V.* 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontol. j. V. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V.* 2012. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the Echinoderms // Paleontol. j. V. 46. № 8. P. 780–792.
- Sevastopulo G.D., Lane N.G.* 1988. Ontogeny and phylogeny of disparid Crinoids. Echinoderm phylogeny and evolutionary biology. Clarendon. P. 245–254.
- Strimple H.L.* 1957. Two aberrant crinoid specimens // Washington acad. sci. j. V. 47. P. 369.
- Strimple H.L.* 1963. Crinoids of the Hunton Group (Devonian-Silurian) of Oklahoma // Geol. surv. bull. V. 100. 169 p.
- Trautschold H.* 1879. Die Kalkbruche von Mjatschkowa. Eine Monographie des Oberen Bergkalks. Schluss // Nouv. mem. soc. nat. Moscou. T. 14. Livr. 1. S. 1–82.
- Ubaghs G.* 1978. Skeletal morphology of fossil crinoids / Eds G. Ubaghs et al. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Crinoidea. Geol. soc. amer. univ. Kansas press; Lawrence, Kansas. P. T59–T216.

ABERRATIONS IN CLADID CRINOIDS FROM THE CARBONIFEROUS DEPOSITS OF THE MOSCOW BASIN

S.V. Rozhnov, G.V. Mirantsev

Aberrations of the discrete features of dorsal cups and arms in the Carboniferous crinoids of the Moscow Basin, mainly represented in the collections of the Paleontological Institute, are studied. Aberrations are unevenly distributed across different genera, from the total absence in a sufficiently large sample to nearly 10 %. Aberrations in infrabasals, basals, radials and anal plates as well as in branching of arms are examined separately. It is shown that the aberrations involving one of the circlets usually have almost no influence on neighboring circlets, with the exception of border parts. This demonstrates the significant independence of their formation from each other. Interaction is usually limited by fitting during the ontogeny of border parts of neighboring circlets for the complete closure of the dorsal cup. Nevertheless, in some cases one of the distal part of infrabasal plate or one of the proximal part of radial plate is introduced into the basal circlet, breaking it, making it unlinked. This may indicate that during the ontogeny the basal circlet was formed after infrabasal and even radial circlets, not only in these aberrant forms, but also, perhaps, in the forms with normal course of ontogeny. Aberrations in the anal area are associated mainly with the change of the number of plates, their position within the cup, and the location and shape of the radial plate. Bilateral symmetry with respect to the crinoids plane of symmetry passing through the A ray and CD interray is detected in branching of arms.

Keywords: aberration, asymmetry, variability, crinoids, Carboniferous, Moscow Syncline.

СИММЕТРИЯ И АСИММЕТРИЯ В ФОРМИРОВАНИИ ЭНДОСКЕЛЕТА ТЕТРАПОДОПОДОБНЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Э.И. Воробьёва

ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, Москва, admin@sevin.ru

Общий морфогенез эндоскелета парных конечностей саркоптеригий (дипной, кроссоптеригий) и древнейших тетрапод сложился в палеозое и обладал большой латентной потенциальностью, реализуемой параллельно на разных этапах развития этих групп, независимо от их филогенетического статуса. Симметрия сводится к общему плану развития и должна расцениваться как стабилизация определенного морфогенетического процесса, а асимметрия как его нарушения, приводящие нередко к инновациям, что особенно ярко прослеживается в разнообразии и модификациях плана развития эндоскелета среди хвостатых амфибий.

ВВЕДЕНИЕ

Симметричность и асимметричность, согласно общим представлениям, существуют в единстве, распространяясь на все явления природы и развития общества. И если первая идентична инвариантности, то вторая связана со случайностью и частностью. В мире растений и животных симметрия определяется направлением движения и силой тяжести. Отсюда речь идёт о билатеральной симметрии большинства животных (за исключением некоторых морских организмов, в частности иглокожих, для которых характерна поворотная симметрия) и растений, отличающихся конусовидной симметрией.

Что касается отдельных органов, а тем более составляющих их элементов, то здесь распознавание симметрии и асимметрии и их взаимодействий представляет определенные трудности. Мы попытались разобраться с этой проблемой на модели развития эндоскелета парных конечностей позвоночных, которые в целом демонстрируют билатеральную симметрию. Главный вопрос заключается в том, как формировалась эта симметрия в морфогенезе и насколько она была общей у тетрапод с их рыбообразными предшественниками?

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ

Происхождение тетрапод связывается с палеозойскими саркоптеригиями. До сих пор продолжаются дискуссии по поводу конкретной предковой для тетрапод группы – являются ли их предками кистепёрые или двоякдышащие рыбы и монофилистичны или дифилистичны амфибии?

В этой области знаний выделяются несколько направлений исследования, в том числе: историческое, зависимое от известных фактов и накопленной информации в области палеонтологии, эмбриологии, сравнительной анатомии, экологии, молекулярной биологии, а также определяемое разными методологическими подходами исследователей.

Второе направление – филогенетическое, связанное с поиском конкретных предшественников тетрапод. Далее – онтогенетическое, направленное на выяснение закономерностей и механизмов индивидуального развития; функциональное, определяемое экологией и адаптациями; молекулярно-генетическое, отражающее ранние этапы структурных перестроек в развитии и связанных с внутриклеточными и межклеточными взаимодействиями.

Дарвиновский и постдарвиновский периоды определялись в основном развитием исторического подхода к оценке эволюционных событий и использованием метода тройного параллелизма и сопоставлении фактических данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии в поисках переходных форм их предков и потомков. Здесь уместно вспомнить мнение самого Ч. Дарвина, который в «Происхождении видов» полагал, что поиск переходных форм нереален, поскольку они могут быть гораздо более похожими друг на друга, чем на своих предшественников.

В 30-х годах прошлого века, опираясь на сравнительно-эмбриологические исследования конечностей амфибий Н. Хольмгреном (Holmgren, 1933) была выдвинута концепция дифилетического происхождения хвостатых и бесхвостых амфибий (амниот) на основе различий в развитии эндоскелета их парных конечностей. Парные конечности хвостатых амфибий выводились им из бисериального архиптеригия саркоптеригий, а бесхвостых амфибий и амниот из унисериального архиптеригия кроссоптеригий.

В настоящее время большинство палеонтологов и зоологов сходятся во мнении, что тетраподный эндоскелет конечности исходно связан с унисериальным архиптеригием (Jarvik, 1980; Marie Louise de Sant Hubain, 1981; Schultze, 1984; Schultze, Arsenaueti, 1985; Carroll, 1988; Shubin, 1995; Vorobyeva, Hinchliffe, 1996).

Вместе с тем, существуют разногласия в том, что является более примитивным состоянием: бисериальность или унисериальность? Однако присутствие бисериального архиптеригия в филетически далёких груп-

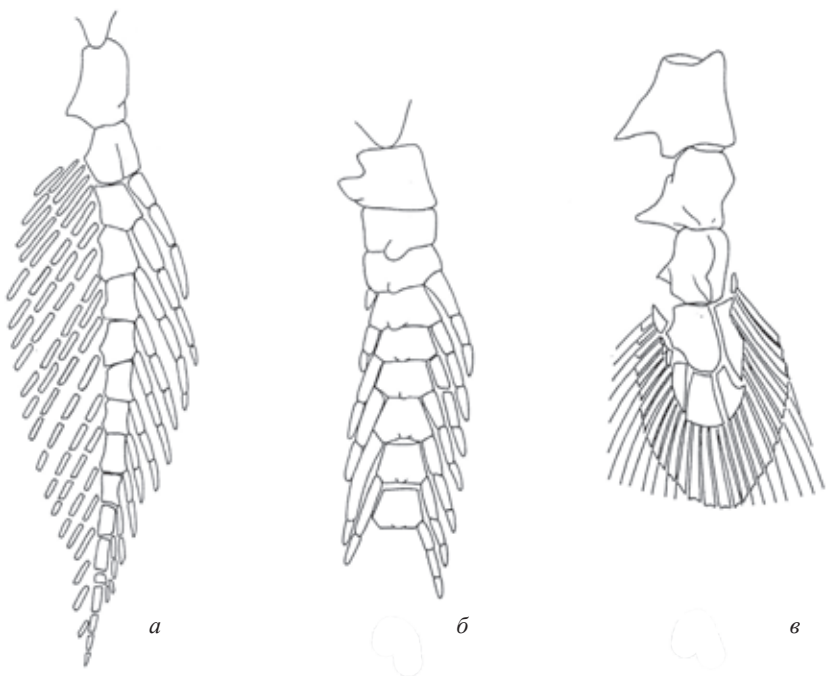


Рис.1. Бисериальный архиптеригий в передней конечности в трех относительно филогенетически далеких группах саркоптеригий: *а* –двойкодышащие (Neorotodus), *б* – поролепиформная кистеперая (Cluptolepis), *в* – целакант (Latimeria).

пах: дипнои, поролепиформные кистепёрые рыбы, целаканты (рис. 1) свидетельствует скорее в пользу представления, что бисериальность и уни-сериальность возникали в эволюции независимо. Интересен тот факт, что в основе бисериального эндоскелета современного цератода расположен базальный элемент, несущий щель или желобок, отмеченный в 30-х годах А.Н. Дружининым. Много позже австралийские исследователи описали в эмбриогенезе цератода две закладки этого элемента, указывающие на зачатки унисериальности в его образовании (Vorobyeva, Hinchliffe, 1996).

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЭНДОСКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Дефинитивный план строения эндоскелета конечностей хвостатых амфибий обнаруживает в онтогенезе широкий спектр вариаций, связанных с темпами и направлениями развития его закладок в онтогенезе, связанными с циклами развития и личиночными адаптациями.

Впервые на моделях развивающихся конечностей хвостатых амфибий И.И. Шмальгаузен (1915) установил, что эти закладки связаны с формированием трех основных мезенхимных колонок: преаксиальной, постака-

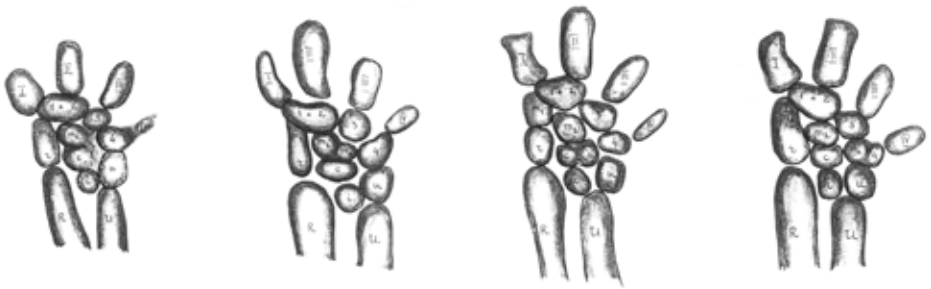


Рис. 2. Вариации в строении мезенхимных колонок в передней конечности у *Ranodon sibiricus* (по О. Ольшевская, неопубл.). Обозначения: 1+2 – basale commune; I – intermedium; u – ulnare; c – central; m – medialea; I – IV – пальцы.

сиальной и срединной, связующей intermedium – древний элемент, сохранившийся от ископаемых кистеперых рыб и древнейших тетрапод (*Acanthostega*, *Ichthyostega*, *Tulerpeton*) с basale commune – специфическим элементом эндоскелета, расположенным в основании I и II пальцев у хвостатых амфибий.

Наиболее значительные перестройки предхрящевых закладок мезоподия прослеживаются в медианной колонке, проявляясь в количестве и характере слияний ее элементов. Это наглядно демонстрируется на примере *Ranodon* (рис. 2), а также на времени появления basale commune и intermedium у разных *Urodela*.

Слияние элементов эндоскелета между колонками обычно не происходит. Разновременное появление закладок basale commune и intermedium должно расцениваться как гетерохронии, связанные с ценогенезами (Vorobyeva, Hinchliffe, 1998).

Так, у аксолотля и *Triturus* передние два пальца начинают функционировать рано (на 1-2 день после вылупления) и basale commune появляется раньше intermedium. У *Salamandrella kayserlingii* intermedium формируется раньше, чем basale commune. У этого вида между зачатками 1 и 2 пальцев называется саблевидный плавничок, который в течение ряда стадий развития используется для парения в толще воды и отталкивания от дна (Vorobyeva, Hinchliffe, 1998). Конфигурация его и время редукции отличаются в разных популяциях (Воробьева и др., 1999; Vorobyeva, Hinchliffe, 2000).

У *Salamandrella*, как и у *Triturus*, икра мелкая и личинки вылупляются очень рано, переходя сразу же к свободному образу жизни. У *Ranodon sibiricus* – родственника *Salamandrella* (оба рода принадлежат к семейству Hynobiidae, которое признается наиболее примитивным среди хвостатых амфибий) икра более крупная и личинки вылупляются позже, чем у *Salamandrella*, имеют широкие лапы с короткими пальцами, которые несут когти и используются для цепляния за камни и стебли растений в быстрых ручьях, где обитает этот род.

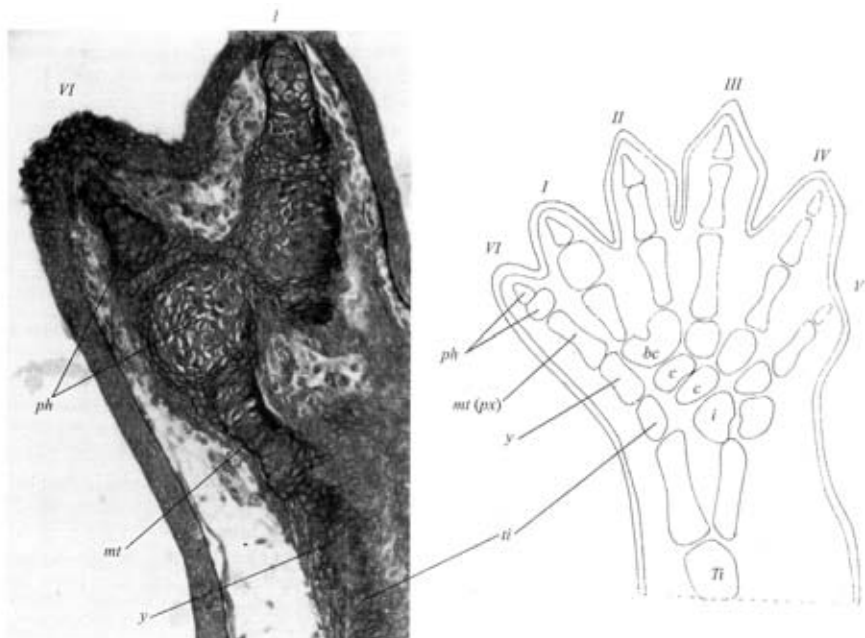


Рис. 3. Феномен развития 6-го пальца на задней конечности *Ranodon sibiricus* (37 стадия) (по Vorobyeva, 1999). Обозначения: ph – фаланги пальцев, «у» – элемент – гомолог мезоподидальных элементов.

Еще у одного вида и рода гинобиид – *Onychodactylus fisheri* крупные яйца содержат большое количество желтка, что позволяет конечностям полностью оформиться до вылупления. У этого вида (Воробьева, Хинчлиффе, 1990) впервые обнаружен нами на конечной фаланге пальцев специальный орган – прехондронидный чехол, используемый для сгибания конечной фаланги и цепляния личинок к кустам в быстротекущих ручьях.

Число пальцев у изученных видов гинобиид 4 на передней и 5 на задней конечностях. Однако у одного из экземпляров *Ranodon sibiricus* на задней конечности на 37 стадии развития личинки прослежен 6-й палец на преаксиальной ветви. Этот палец имел две фаланги и расположенный в его основании «у» элемент (рис. 3) (долгое время не расшифрованный специалистами) должен быть воспринят как мезоподидальный элемент по аналогии с позади лежащими пальцами.

Как известно древнейшие девонские) полуводные тетраподы, такие как ихтиостега, акантостега и тулерпетон обладали полидактилией, имея от 6 до 8 пальцев. В этой связи нами выдвинута гипотеза о происхождении конечностей у хвостатых амфибий и других тетрапод по пути редукции преаксиальной пальцевой дуги и присоединения последнего пальца этой дуги к постаксиальной дуге (Vorobyeva, 1999) (рис. 4).

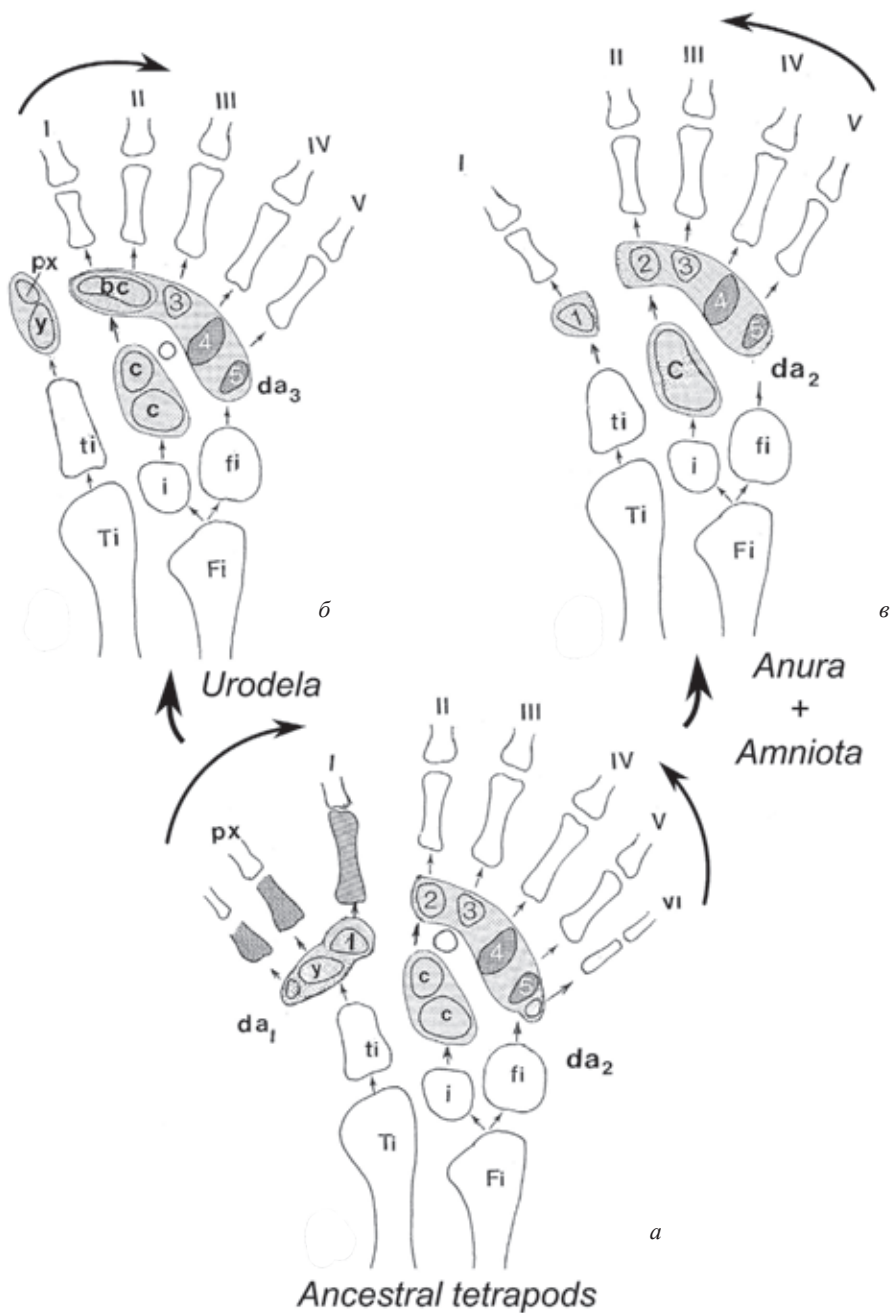


Рис. 4. Гипотетическая схема формирования эндоскелета парных конечностей в эволюции: от анцестрального состояния *а* к *б* – хвостатым амфибиям (Urodela) и *в* – амниотам (по Vorobyeva, 1999).

Появление шестого пальца у *Ranodon*, сопоставимого с *prehallux* в задней конечности *Ichthyostega* и с 1-ым пальцем у *Acanthostega* может быть объяснено как феномен онтогенетической реверсии к анцестральному состоянию и как результат более полной реализации латентных возможностей морфогенетической программы развития конечностей, общей для современных амфибий и палеозойских тетрапод. Формирование пятипалой конечности с переходом к сухопутному образу жизни было, возможно, результатом педоморфных процессов.

Редукция пальцев происходила в основном на передней стороне конечности (Coates, 1993). Эта редукция была, по-видимому, гомеопластическим признаком в разных филогенетических линиях и предполагает, что последние пальцы должны развиваться в передней части пальцевой дуги. Последнее подтверждается тем, что у бесхвостых амфибий и амниот дифференциация пальцев идет в заднее - переднем направлении (рис. 5), но не совпадает с дифференциацией пальцев у хвостатых амфибий (от передних к задним), где она связана, скорее всего, с формированием нового индуктивного центра – *basale commune*, что, по-видимому, и могло привести к редифференциации пальцевой последовательности пальцев: от переднего к заднему, а не наоборот, как это имело место у предковых тетрапод.

ВОПРОСЫ ГОМОЛОГИЗАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ КОНЕЧНОСТЕЙ ЭНДОСКЕЛЕТА

Дискуссионными остаются вопросы гомологизации элементов эндоскелета тетраподной конечности с элементами эндоскелета парных плавников их рыбообразных предков согласно представлениям о дифилетическом происхождении планов развития у *Urodela* и *Anura + Amniota*. Однако к настоящему времени с помощью применения иммунофлюоресцентных исследований установлено, что хвостатые амфибии имеют общий план развития с бесхвостыми и амниотами (Hinchliffe et al., 1999, 2004). Более того, в соответствии с исследованиями Н. Шубина и П. Альберча (Shubin, Alberch, 1986) развитие конечностей всех тетрапод является продуктом динамических морфогенетических процессов, которые продуцируют мезен-

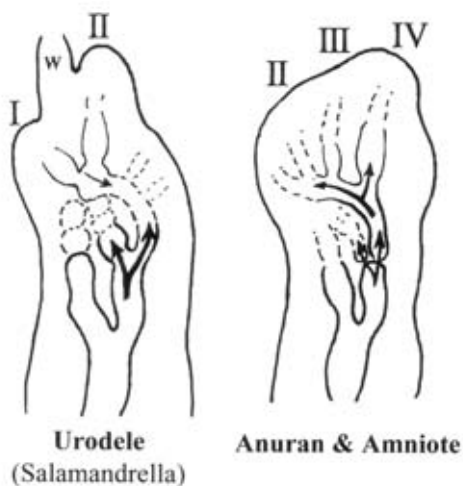


Рис. 5. Разные направления развития пальцев (I-IV) у хвостатых амфибий (*Urodela*) и амниот+*Anura* (из Hinchliffe, 1989).

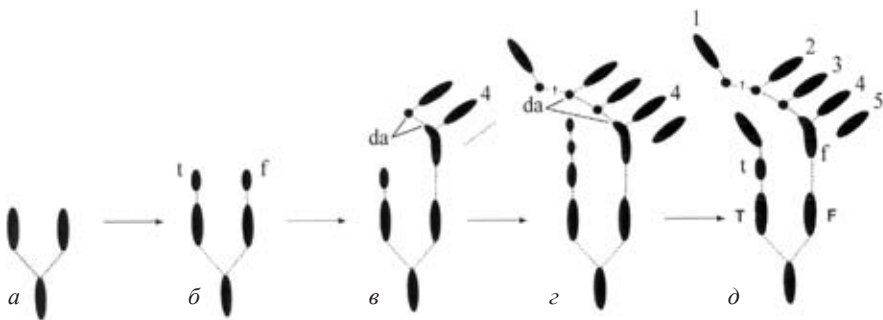


Рис. 6. Развитие мезенхимных закладок в онтогенезе конечности по пути сегментации и бифуркации «А» модели задней конечности *Xenopus* (Anura) по схеме Шубина и Альберча (Shubin, Alberch, 1986). Обозначения: da – пальцевая дуга; 1-5 – пальцы; F – fibula; T – tibia.

химные закладки с последующей ассиметричной сегментацией и бифуркацией прехондрогенных клеток в развивающейся закладке (рис. 6).

Пальцевая дуга развивается у большинства тетрапод последовательно от заднего к переднему краю конечности. Поэтому самые маленькие передние пальцы девонских многопалых тетрапод, представляют, по-видимому, отсутствующие в типичной пятипалой конечности. При этом преаксиальная ветвь испытывает преимущественно процессы сегментации, а постаксиальная как сегментацию, так и бифуркацию, участвуя в формировании пальцевой дуги. Пальцевая дуга образуется из последовательных мезенхимных закладок в задне-переднем направлении (за исключением хвостатых амфибий). Каждая из этих закладок служит источником для формирования пальца с образованием фаланг путем последовательной сегментации в проксимо-дистальном направлении. Схема формирования пальцевой дуги у тетрапод идентична общей схеме развития эндоскелетных образований в конечности тетрапод (Shubin, Alberch, 1986). Поэтому есть все основания полагать, что пальцевая дуга представляет независимое повторение исходной закладки конечности (стилоподия и зейгоподия), т. е. аутоподий тетрапод является новообразованием. Область мезоподия служит, таким образом, местом стыковки исходной проксимальной закладки и вторичной – дистальной (пальцевой дуги).

В отличие от других тетрапод пальцевая дуга в лапке хвостатых амфибий формируется из мезенхимных закладок в передне-заднем направлении. Исходной единицей здесь, по-видимому, служит *basale commune*, которое происходит согласно Шмальгаузена (1915), из двух слившихся мезенхимных закладок, расположенных в основании I и II пальцев. Появление этого элемента послужило, по-видимому, индукционным центром, вызвавшим переориентировку формирования последующих мезенхимных закладок пальцев в передне-заднем направлении.

На наш взгляд, проблема происхождения и эволюции эндоскелета тетраподных конечностей должна быть расшифрована, опираясь на концепцию тетраподизации и процессуальный подход к проблеме. С позиций концепции тетраподизации мы стремились выявить признаки структурных преадаптаций к тетраподной организации. Процессуальный подход является более прогрессивным в развитии проблемы рекапитуляции и выявления гомологий. Внимание акцентируется не на гомологизации предковых элементов эндоскелета с элементами эндоскелета потомков (в данном случае саркоптеригий и тетрапод), а с рассмотрением гомологизации процессов, лежащих в основе формирования этих элементов. Мы пришли к выводу, что общность механизмов и закономерностей процессов морфогенеза сформировалась рано, на уровне палеозойских саркоптеригий. При этом исходный морфогенез обладал большой пластичностью и широким диапазоном латентных возможностей. Складывается впечатление, что эндоскелет парных конечностей тетрапод и парных плавников рыб принадлежит к автономным системам, т. е. к системам, обладающим определённой самоорганизацией и собственными механизмами развития, в известной мере независимыми как от филогении, так и от других систем. В пользу такого предположения свидетельствуют следующие факты.

Во-первых, согласно схеме и представлениям Шубина-Альберча (Shubin, Alberch, 1986), в основе формирования эндоскелета конечностей тетрапод (в частности, амфибий) на клеточном и межклеточном структурных уровнях фигурирует последовательная триада: мезенхимные сгущения (закладки), сегментация и бифуркация.

Во-вторых, имеет место стабилизация проксимальных элементов эндоскелета парных плавников и конечностей тетрапод, что свидетельствует о сходстве механизмов их формирования.

В-третьих, в формировании эндоскелетных элементов значительную роль играют гетерохронии развития, определяющие последовательность, скорость, степень развития и размеры отдельных элементов.

В-четвёртых, териоидные гормоны практически не действуют на формирование эндоскелета конечностей в частности, у хвостатых амфибий.

Появление мезенхимных закладок вдоль пальцевой дуги можно рассматривать как их вторичную генерацию, что свойственно другим автономным системам, в частности, кожным покровам.

Все эти перестройки связаны с физиологическими процессами, протекающими в организме и, в конечном результате с личиночными адаптациями, т. е. с ценогенезами, что проявляется в разнообразии строения лапок у разных видов, их популяций, а также индивидов хвостатых амфибий.

Изложенные представления о развитии скелета конечностей тетрапод поддерживаются данными молекулярной генетики (Tabin, 1922; Coates, 1995).

Что касается симметричности и асимметричности развития эндоскелета, представляется, что в качестве механизма формирования асимметричности в структурах и процессах служат здесь гетерохронии развития, которые проявляются с наибольшей отчётливостью в состояниях разбалансированности развития, в частности, у амфибий в предметаморфозный период, когда происходят крупные перестройки в формировании лапки.

ЯВЛЕНИЯ В СТРОЕНИИ И РАЗВИТИИ АСИММЕТРИИ ЭНДОСКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ

Безусловно, что явление асимметрии в развитии связаны с гетерохрониями. Особый интерес здесь представляют исследования по регенерации. Одна из последних работ в этой области проведена сотрудниками МГУ (Риваненкова и др., 2006). Этими авторами на нескольких видах хвостатых амфибий (аксолотль, амбистома, испанский тритон) проведена широкая экстраполяция полученных данных как на современные, так и на ископаемые (древние тетраподы, палеозойские саркоптеригии) формы.

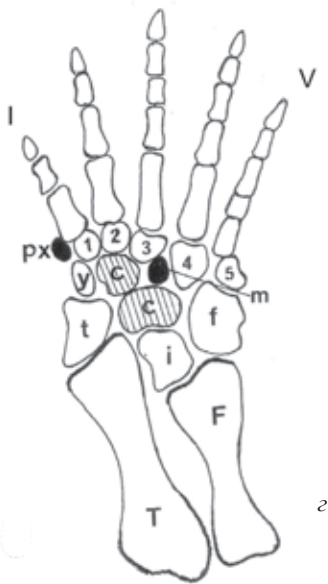
Авторы полагают, что современные регенераты воспроизводят преимущественное состояние свойственное древним тетраподам и кроссоптеригиям, а не современным амфибиям.

Выдвигается также предположение, ссылаясь на неполноту палеонтологической летописи, что многопалые древние тетраподы, такие как ихтиостега и акантостега могли быть регенератами. Следует, однако, отметить, что ихтиостега представлена отнюдь не единственными экземплярами, а многочисленными находками, которые воспроизводят типовое состояние, поэтому воспринимать эту форму как регенерата – ошибочно. Что касается саркоптеригий, то подобные выводы явно спекулятивны.

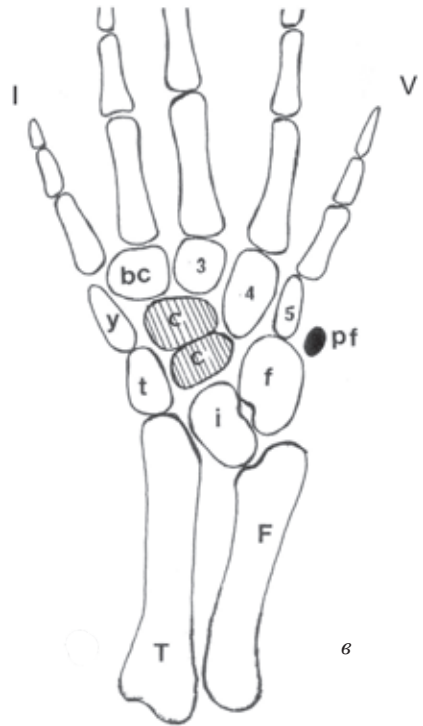
Следует отметить, что результатом регенерации является разнообразие форм, которое следует признать источником асимметрии.

Асимметрия, связанная несомненно с гетерохрониями развития, наглядно проявляется у длиннопальцевых хвостатых амфибий, таких как *Triturus karalinii* и *T. dobrodgicus* (Воробьёва и др., 2006). Оба эти вида характеризуются длинными тонкими пальцами на передних конечностях в личиночном периоде, длина этих пальцев может достигать $\frac{1}{2}$ длины конечности, тогда как сами конечности могут составлять $\frac{1}{2}$ длины туловища. Пальцы значительно укорачиваются в претаморфозе и метаморфозе, что связывается с клеточной смертью хрящевой ткани и процессом оссификации конечных фаланг, которая протекает однотипно, но с разной скоростью у обоих видов.

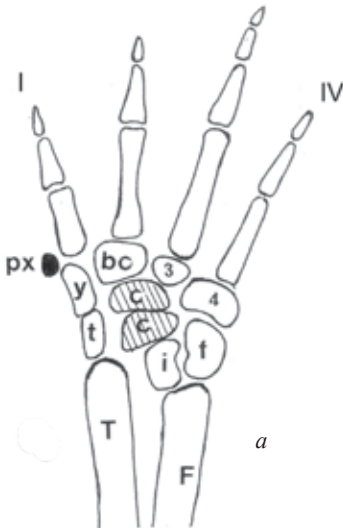
Хороший пример проявления асимметрии представляет конечность хвостатой амфибии с прямым развитием *Desmognathus aeneus* (Plethodontida) у которой апоптоз (клеточная смерть) имела место в передней и задней конечностях личинок на стадиях 26-27 в области между II и III, чем III



Trematops milleri



Ranodon sibiricus



Salamandrella keyserlingii

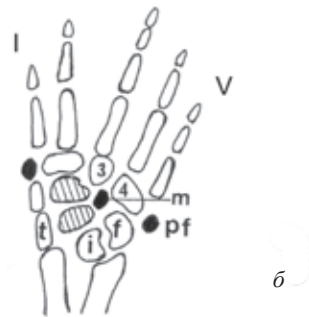


Рис. 7. Предковые черты в морфологии задней конечности у современных амфибий – гинобиид (*a*, *б* – *Salamandrella keyserlingii*, *в* – *Ranodon sibiricus*) в сравнении с палеозойскими амфибиями (*д* – *Trematops milleri*); *ав* – стандартное состояние (симметрия), *б* – вариация (асинхронное состояние).

и IV пальцами вдоль дорсального края конечности, участвуя тем самым в формировании пальцев. Этот путь с участием асимметричности отличается от обычного (симметричного), прослеживаемого например у *Ambystoma mexicanum* (Franson et al., 2006).

Пальцевая дуга должна рассматриваться как новообразование у тетрапод в результате проявления ассиметричных событий на уровне общности плана их развития (симметрии) у древних форм и современных представителей (рис. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление дефинитивного состояния эндоскелета парных конечностей у ископаемых и современных рыбообразных тетраподных предков и морфогенетических преобразований его у современных амфибий приводит к выводу, что общий план развития – механизмы и закономерности сложились очень рано в эволюции и сохранили свою стабильность наряду с большим запасом латентных потенций. В результате на протяжении эволюционных событий сформировалось разнообразие морфотипов. В том числе, бисериальность, унисериальность. При этом никакой связи этих морфотипов с филогенией не наблюдается. Так, бисериальный морфотип прослеживается у двоякодышащих, целакантов, поролепиформных кроссоптеригий (рис. 1), а унисериальный у остеолепиформов, ризодонтоформов, древнейших тетрапод. Общий план развития эндоскелета конечностей, установленный для бесхвостых и хвостатых амфибий, указывает на то, что рассуждения о претендентах бисериального, либо напротив, унисериального архиптеригия на роль исходного тетраподного плана теряют смысл. На передний план выходит отнюдь не гомологизация дефинитивных дистальных элементов предков тетрапод и пальцевых, а гомологизация самих процессов развития. Пальцевая дуга, безусловно, должна расцениваться как новообразование на уровне тетрапод и как результат ассиметричных событий на уровне общности плана их развития (симметрии).

Работа выполнена при поддержке грантов НШ-5928.2012.4 и РФФИ, № 12-04-00021.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Э.И., Хинчлифф Дж., Медников Д.Н., Поярков Н.В.* 2006. Онтогенетические преобразования конечностей у *Triturus karelenii* и *T. dobrodigicus* – представителей подрода *T. Cristatus* (Caudata) // ДАН. № 2. С. 266–271.
- Coates M.I.* 1995. Fish fins or tetrapod limbs – a simple twist or fate? // *Current biology* V. 5. № 8. P. 844–848.
- Hinchliffe J.R., Vorobyeva E.I. et al.* 1999. New immunohistochemical methods and their use for evolutionary-developmental analysis of heterochronic transformation of the patterns of limb skeletal development in tailed amphibians // *Herpetologie*. V. 5. № 10. P. 173–182.

- Hinchliffe J.R., Vorobyeva E., Geraudie J.* 2001. Is there a tetrapod developmental bauplan underlying limb evolution: evidence from a teleost and from urodele and anuran amphibians? / Major events in early vertebrate evolution. Ed. Per E. Ahlberg. Taylor Francis Books, John Wiley, London. P. 377–391.
- Holmgren N.* 1933. On the origin of the tetrapod limb // *Acta Zool.* V. 14. P. 185–295.
- Franssen R.A., Marks S., Wake D., Shubin N.* 2005. Limb chondrogenesis of the supuge Salamander *Des moorigin gnathus seneus* (Amphibia: pletodontidas) // *J. of morphology.* V. 265. P. 87–101.
- Marie Louise de Sant Hubain.* 1981. Amphibian limb ontogeny and its bearing on the phylogeny of the group // *Z. zool. syst. evol.forsch.* P. 175–194.
- Vorobyeva E., Hinchliffe J.R.* 1998. Phylogenetic variability and larval adaptations in the developing limbs of the Hynobiidae // *Advanc. in Amphibian Res. in the Former Soviet Union.* V. 3. P. 21–34.
- Vorobyeva E., Hinchliffe J.R. et al.* 2000. Some peculiarities of development in two populations of *Salamandrella keyserlingii* (Hynobiidae, Caudata) // *Russian J. Herpetology.* V. 7. № 2. P. 115–122.

SYMMETRY AND ASYMMETRY IN AN ENDOSKELETON DEVELOPMENT OF TETRAPOD-LIKE LIMBS

E.I. Vorob'eva

General morphogenesis of the paired limbs of Sarcopterygii (Dipnoi, Crossopterygii) and earliest tetrapods arose in Paleozoic and had a great latent potency, which was realized in parallel at different stages of these groups development, irrespective of their phylogenetic status. Symmetry is reduced to a general development plane, it should be considered as a stabilization of a certain morphogenetic process, and asymmetry – as an abnormality. The latter, however, often can lead to innovations. It could be traced in diversity and modifications of the endoskeleton development plan among tailed amphibians.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ РОГОВЫХ ЩИТКОВ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ: СИММЕТРИЯ И АСИММЕТРИЯ

Г.О. Черепанов

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

Мозаика роговых щитков (фолидоз) панциря черепах характеризуется двумя феноменальными особенностями: филогенетической стабильностью сложившегося еще в древности общего плана строения и широкой индивидуальной изменчивостью. Исследование морфогенеза черепах позволило найти объяснение этому феномену. Было установлено, что зачатки щитков формируются в эмбриогенезе в виде локальных эпидермальных утолщений – плакод. Показано, что положение плакод приурочено к строго определенным участкам тела, а их закладка осуществляется в строго определенной последовательности. Так, в карапаксе плакоды формируются исключительно напротив туловищных миосепт – в септальных углублениях покровов эмбриона, при этом, плакоды краевого ряда возникают в каждом септальном углублении (т.е. посегментно), плакоды остальных продольных рядов – через одно такое углубление. Устойчивость паттерна щиткования связана с базовыми механизмами морфогенеза, осуществляющими поддержание билатеральной симметрии и детерминацию положения зачатков щитков первичной сегментацией тела зародыша. Главной причиной вариабельности фолидоза является наличие у эмбрионов черепах свободных от зачатков щитков септальных углублений (=сегментов), в которых при незначительных нарушениях эмбриогенеза могут возникать дополнительные плакоды. Эти аберрации имеют высокую частоту встречаемости и, как правило, приводят к асимметрии строения рогового покрова. Основные варианты нарушения симметрии фолидоза панциря черепах обусловлены такими отклонениями в онтогенезе как: асимметричная закладка эпидермальных плакод со сдвигом на одной стороне тела на сегмент или более, закладка дополнительных плакод в «свободных» септальных углублениях, атипичное слияние соседних эпидермальных плакод, отсутствие закладки регулярных эпидермальных плакод в типичных сегментах тела.

Ключевые слова: панцирь черепах, роговые щитки, морфогенез, аномалии фолидоза.

Изучение становления симметрии в морфогенезе животных и растений является важным аспектом познания окружающего мира, позволяющим выявить механизмы морфо-функциональной интеграции организмов и закономерности их онтогенетического и исторического развития. В отношении хордовых животных, обладающих исходно билатеральной симметрией, ее изучению давно придается большое значение. В современной литературе глубокой проработке подверглись вопросы поведенческой и функциональной асимметрии позвоночных, латерализации их головного мозга, анатомической асимметрии соматических и висцеральных органов, генетического контроля развития симметричных и асимметричных состояний. Таким образом, изучение эволюционных и морфо-функциональных аспектов лево-правой симметрии и ее нарушения у позвоночных животных стало одним из важных направлений современной биологии (Rogers, Andrew, 2002; Cooke, 2004; López-Gracia, Ros, 2007).

Одним из благоприятных объектов для изучения морфологической симметрии и асимметрии позвоночных являются фолидированные (чешуйные) покровы современных рептилий. Это связано с доступностью фолидоза для изучения, как в природной обстановке, так и в камеральных условиях музейных хранилищ. Таким образом, объем материала практически не ограничен и позволяет выявить весь спектр варибельности структур фолидоза, включая даже самые редкие его абберации – отклонения от нормы. Кроме того, чешуйный покров рептилий несет в себе важнейшие таксономические признаки, позволяющие не только определить систематическую принадлежность той или иной формы, но и выявить филогенетические связи таксонов и основные тенденции их эволюционирования. В немалой степени сказанное касается отряда черепах (Testudinata), изучение строения рогового панциря которых играет важную роль в решении вопросов эволюционного становления и исторического развития этой группы животных.

СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЗАИКИ РОГОВЫХ ЩИТКОВ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ

Туловищный панцирь большинства черепах покрыт крупными эпидермальными чешуями – роговыми щитками, границы которых маркированы узкими кожными погружениями – роговыми бороздами. Щитки панциря образуют своеобразную мозаику, не встречающуюся у других чешуйчатых животных. В типичном случае щитки организованы продольными рядами со строгим соблюдением билатеральной симметрии и количественных характеристик. У большинства современных черепах таких рядов семь: пять на спинной стороне панциря – карапаксе, два на брюшной – пластро-

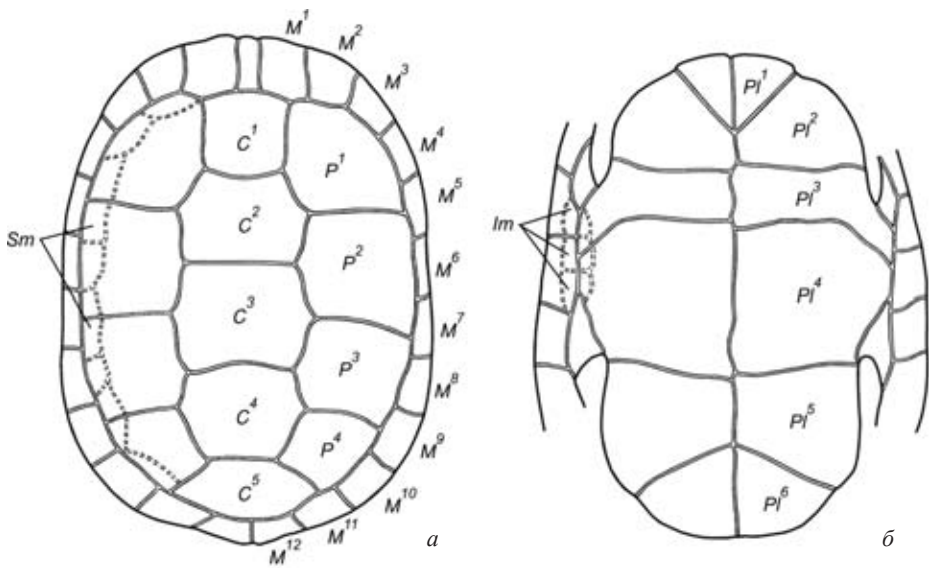


Рис. 1. Общий план строения фолидоза панциря черепах и номенклатура роговых щитков: а – карапакс, б – пластрон: *C* – центральные щитки, *Im* – инфрамаргинальные щитки, *M* – маргинальные щитки, *P* – плевральные щитки, *Pl* – пластральные щитки, *Sm* – супрамаргинальные щитки; 1–12 – порядковые номера щитков. Пунктиром показаны щитки, отсутствующие у большинства современных черепах.

не (рис. 1). Единственный непарный ряд щитков – центральный – тянется вдоль хребта и включает 5 роговых элементов. По бокам от него расположены плевральные (боковые) ряды, по 4 крупных щитка в каждом. Периферию карапакса составляют маргинальные (краевые) щитки, значительно меньшие по размеру; они представлены обычно 12 парами. Брюшная часть панциря покрыта 6 парными пластральными щитками, контактирующими между собой по медиальной линии. По латеральным сторонам (в области мостов панциря) третий и четвертый пластральные щитки контактируют с рядом маргинальных роговых элементов. В связи со значительными различиями в размерах щитки панциря черепах не образуют выраженных поперечных рядов, характерных для фолидоза большинства других рептилий – ящериц, змей, крокодилов.

Кроме уникальности плана строения щиткование панциря черепах характеризуется еще двумя ключевыми особенностями, казалось бы, мало-совместимыми друг с другом. С одной стороны, это – высокий уровень филогенетической стабильности, а с другой – широкий спектр индивидуальной изменчивости (Zangerl, 1969).

Многочисленные палеонтологические данные показывают, что сформировавшийся на ранних этапах эволюции паттерн щиткования панциря черепах не претерпел существенных изменений. Древнейшие черепахи,

например, *Proganochelys* из триаса Германии (Gaffney, 1990) имели тот же принципиальный характер фолидоза, что и современные формы. В ходе эволюции (т. е. в продолжение более чем 200 млн. лет исторического развития) преобразования коснулись только второстепенных признаков рогового покрова: постепенно исчезли мелкие инфрамаргинальные и супрамаргинальные щитки, незначительно уменьшилось число маргинальных и пластральных щитков, возможно, в связи с прогрессивным укорочением туловища черепах (Черепанов, 2002).

Явление филогенетической консервативности фолидоза выглядит парадоксальным, в сравнении с характерной для черепах его внутривидовой лабильностью. Как показали многочисленные исследования, эти животные обладают исключительно широкой индивидуальной изменчивостью мозаики щитков, причем как по числу вариантов отклонений от нормы, так и по их встречаемости. На сегодняшний день описаны тысячи аномальных особей черепах, принадлежащие почти всем современным и многим ископаемым видам (Gadow, 1899; Parker, 1901; Newman, 1905; Coker, 1910; Deraniyagala, 1939; Zangerl, Johnson, 1957; Ewert, 1979; Pritchard, 1979; Mast, Carr, 1989; Bujes, Verrastro, 2007; Cordero-Rivero et al., 2008; Ergene et al., 2011 и др.). В этой связи, показательны данные полученные на основе изучения коллекций американских музеев (Zangerl, Johnson, 1957): у исследованных 2200 экземпляров черепах, принадлежащих 118 видам, число аберрантных форм составило 43 %. Однако в природных популяциях процент черепах с атипичным устройством мозаики щитков может быть и выше: от 45 % у головастой морской черепахи *Caretta caretta* (Coker, 1910) до 69 % у болотной черепахи *Emys orbicularis* (Cordero-Rivero et al., 2008). Но крайнюю степень вариабельности фолидоза демонстрирует морская оливковая черепаха *Lepidochelys olivacea*, у которой число щитков карапакса настолько нестабильно, что, по мнению ряда авторов, отсутствует возможность определить их типичное количество (Deraniyagala, 1939; Pritchard, 1979).

Аномалии фолидоза черепах подразделяют на три основных типа: 1) атипичная форма или размер щитка, 2) присутствие дополнительных (экстраординарных) щитков, 3) отсутствие некоторых регулярных щитков. Эти типы аномалий могут обнаруживаться раздельно или присутствовать в комплексе у одной особи. Среди аномальных черепах преобладают асимметричные варианты строения. Как показали исследования коллекций Зоологического ин-та РАН и Санкт-Петербургского гос. ун-та (см. Черепанов, 2005), у 100 обнаруженных аберрантных экземпляров четырех видов черепах – каспийской (*Mauremys caspica*), болотной (*Emys orbicularis*), средиземноморской (*Testudo graeca*) и среднеазиатской (*Agrionemys horsfieldi*) – асимметричный роговой узор имеет 81 % особей. Роговые аберрации могут затрагивать все отделы карапакса или пластрона, но максимально вариабельная область панциря черепах – это задняя половина спинного щита.

Наиболее частым вариантом уклонения от нормы является присутствие дополнительных щитков (Zangerl, Johnson, 1957; Ewert, 1979; Mast, Carr, 1989; Vujes, Verrastro, 2007; Cordero-Rivero et al., 2008). Они могут составлять до 70 % от общего числа аномалий (Черепанов, 2005).

Попытки объяснить феномен широкой изменчивости фолидоза панциря черепах предпринимались неоднократно. Первая и весьма экстравагантная идея была высказана Х. Гадовым (Gadow, 1899). Согласно его наблюдениям молодые особи морских черепах (по его мнению – *Caretta caretta*) имеют обычно большее число роговых щитков, чем старые особи того же вида. Это позволило автору предполагать, что в онтогенезе происходит постепенная редукция числа щитков до тех пор, пока не достигается количество типичное для взрослых черепах. По мнению Гадова, редукция реализуется через слияние или выдавливание соседних щитков, причем каждый последующий ее этап находится в строгой связи с предыдущим. Таким образом, преобразование щиткования идет по строго определенной траектории, т. е. является ортогенетическим. Х. Ньюман (Newman, 1905) придал ортогенетической гипотезе эволюционно-филогенетический вектор, предложив рассматривать аномалии в качестве «систематических атавизмов», усмотрев в них кроме стадий онтогенеза, также этапы эволюционных преобразований.

Дальнейшие исследования выявили несостоятельность концепции ортогенеза. Во-первых, оказалось, что исследованные Гадовым новорожденные особи ошибочно отнесены к *C. caretta*, а на самом деле принадлежат другому, нежели взрослые, виду черепах – *Lepidochelys olivacea* (см. Pritchard, 2007), отличающемуся крайней неустойчивостью строения фолидоза (см. выше). Во-вторых, изучение более объемных материалов по *C. caretta* (Coker, 1905, 1910) не выявило существенных различий в количестве аномальных экземпляров среди молодых и старых черепах. Также не было найдено никаких следов, указывающих на регулярное слияние щитков в ходе их онтогенетического развития. В результате у черепах не обнаружилось «ортогенетических вариаций» в смысле прогрессивной редукции щитков в нормальном постнатальном онтогенезе.

Установлено, что нарушения, приводящие к существенным аномалиям щиткования, происходят в эмбриогенезе. Большинство исследователей связывает их появление с воздействием неблагоприятных факторов среды в период инкубации (Coker, 1910; Lynn, Ullrich, 1950; Vujes, Verrastro, 2007 и др.). Однако для некоторых аномалий предполагают генетическую природу (Zangerl, Johnson, 1957). На этом основании было предложено различать две формы вариабельности фолидоза у черепах (Zangerl, 1969). Первая – «аномалии онтогенеза»: нарушения, связанные с повреждениями в ходе индивидуального развития. Вторая – «повторяющиеся аномалии»: симметричные и асимметричные вариации, возникающие с определенной для данного так-

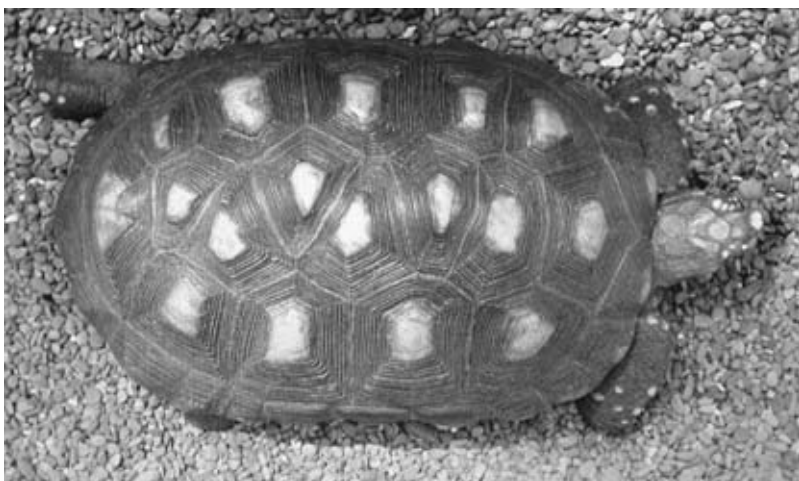


Рис. 2. Аномалия роговых щитков типа «зигзаг» у *Geochelone carbonaria* (Pritchard, 2007).

сона (вида, рода) частотой и являющиеся, предположительно, фенотипическим проявлением вариабельности генотипа. Таким образом, все аномалии были разделены на ненаследственные и наследственные, однако генетический контроль в отношении последних лишь постулировался.

Предпринятые попытки отделить генетическую составляющую изменчивости от влияния внешних факторов пока не увенчались успехом. В результате наблюдений и ряда экспериментов удалось установить лишь то, что в разных популяциях черепах частота встречаемости аномальных особей различна. Кроме того, показано, что эти различия связаны с различной степенью устойчивости этих популяций к воздействию неблагоприятных факторов среды, обусловленной, возможно, генетически (Cordero-Rivero et al., 2008; Velo-Antón et al., 2011). Однако генетическая детерминация самих аномалий не находит подтверждения.

Традиционно большой интерес вызывают aberrации в области центральных и плевроальных щитков. Чаще всего это аномалии типа «зигзаг» (Pritchard, 2007) с асимметричным расположением левых и правых плевроальных щитков, между которыми вклиниваются асимметричные парные центральные щитки треугольной формы (рис. 2). В указанном типе аномалий усматривается некоторая упорядоченность расположения роговых элементов, что позволило предположить, что центральные и плевроальные щитки представляют собой не отдельные единицы, а ассоциацию, координированное целое (Coker, 1910; Zangerl, Johnson, 1957; Ewert, 1979). Согласно мнению ряда авторов (Zangerl, Johnson, 1957; Pritchard, 2007) в случае аномального развития фолидоза геометрическая форма соседних щитков изменяется в результате действия механизма компенсаторного роста при сохранении общей

конфигурации панциря. Феномен упорядоченности аномальных щитков карапакса был назван подгоночным синдромом («dovetail syndrome»; Ewert, 1979). При этом синдроме, согласно последнему автору, плевральные щитки характеризуются нарастающей в каудальном направлении асимметрией, в результате чего задние центральные щитки становятся неотличимыми от плевральных в своей асимметричной серии, нередко парной.

Явление нарастающей асимметрии характерно для развития многих множественных, т. е. гомодинамных органов. У позвоночных оно выражается в том, что мезодерма в ходе нарушения сомитогенеза может формировать сегменты, неравные по длине на левой и правой стороне тела. Это, в свою очередь, приводит к сдвигу межсегментарных (септальных) перегородок одной стороны относительно другой. Сдвиг увеличивается от первых сегментов к последним тем быстрее, чем больше разница в длине сегментов. Такое нарушение сегментации вызывает асимметрию закладок парных контралатеральных органов (например, левых и правых половин позвонков; см. Коваленко, 1992), которая нарастает в задней части тела.

Однако в отношении рядов плевральных щитков панциря черепах идея нарастающей асимметрии встречает определенные трудности. В большинстве «зигзаг-аномалий» постепенного нарастания асимметрии плевральных щитков не обнаруживается: крупные и мелкие плевральные щитки могут чередоваться на каждой стороне тела. Следовательно, асимметрия этих роговых элементов имеет иную природу.

По нашему мнению, отсутствие удовлетворительных объяснений морфогенетических причин изменчивости фолидоза обусловлено недостатком данных по его нормальному развитию у черепах. Неслучайно поэтому, что в последней сводке по морфологии черепах сведения о развитии роговых щитков ограничиваются лишь одной фразой: «мозаика эпидермальных щитков возникает задолго до окостенения пластинок панциря, а подстилающая дерма может играть важную роль в формировании эпидермальных щитков, сходную с влиянием соматической дермы на паттерн оперения у цыпленка» (Gilbert et al., 2007, с. 2).

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ФОЛИДОЗА В НОРМЕ И ПРИ АНОМАЛИИ

Не вызывает сомнения, что двусторонняя симметрия фолидоза дефинитивного панциря черепах связана с билатеральной симметричностью развивающегося зародыша, свойственной всем позвоночным. Кроме того, высказывались предположения, что первичная соматическая организация эмбриона черепах может определять количественные характеристики фолидоза, по крайней мере, в отношении щитков маргинального ряда. В частности, Дж. Паркер (Parker, 1901) указывал, что число маргинальных щитков количественно и по положению соответствует числу ребер, которые,

как известно, закладываются посегментно. Однако, несмотря на более чем вековую историю изучения, конкретные механизмы становления мозаики щитков и поддержания ее стабильности стали ясны только недавно – после проведения специальных эмбриологических исследований (Черепанов, 2002, 2005; Cherepanov, 2006).

В качестве объектов этих исследований были выбраны два вида – средиземноморская (*Testudo graeca* L., сем. Testudinidae) и болотная (*Emys orbicularis* (L.), сем. Emydidae) черепахи. Сравнительный анализ морфогенезов этих черепах – представителей разных семейств – позволил вычленить общие закономерности развития, характерные для группы в целом, отделив их от признаков вида. Полная серия исследованных эмбрионов от стадии сомитогенеза до стадии вылупления (дробная в соответствии с 26-стадийной таблицей нормального развития черепах; Yntema, 1968), а также серийные гистологические срезы эмбрионов, произведенные в трех взаимно перпендикулярных плоскостях (фронтальные, парасагиттальные и поперечные) позволили тщательно проследить и подробно описать развитие кожных покровов и их производных. Примененный исследовательский метод позволил выявить такие тонкие детали строения и развития эпидермиса и дермы, которые не были доступны (например, в силу фрагментарности материала) или ушли от внимания других исследователей.

Подробное описание хода развития кожных покровов у исследованных видов черепах дано нами в ряде предшествующих публикаций (см. Черепанов, 2005). Это позволяет в настоящей работе ограничиться только представлением основных результатов проведенного морфогенетического анализа, которые можно суммировать следующим образом.

1. Зачатки роговых щитков панциря черепах впервые возникают в виде небольших локально расположенных эпидермальных утолщений – плакод. От соседних участков эпидермиса плакод отличается столбчатой формой клеток базального слоя и наличием дополнительного слоя супрабазальных клеток. В эмбриогенезе плакоды формируются на стадиях, значительно более ранних в сравнении со стадиями формирования фолидоза у чешуйчатых рептилий. При этом на тотальных препаратах эмбрионов черепах, с которыми имели дело большинство исследователей, плакоды практически не видны. В силу этого за начало формирования щитков у черепах многие авторы ошибочно принимали появление крупных разделенных бороздами кожных структур (см. Yntema, 1968; Mahmoud, 1973; Ewert, 1985; Miller, 1985; Guyot et al., 1994; Alibardi, Thompson, 1999; Greenbaum, 2002), т. е., по сути дела, завершающие этапы становления щиткования.

2. В карапаксе местоположение плакод строго приурочено к поперечным складкам эмбриона – септальным погружениям покровов, формирующимся в местах прикрепления к базальной мембране эпидермиса коллагеновых волокон, составляющих миосепты. Эти складки возникают на ста-

дях сомитогенеза (рис 3а) и сохраняются у эмбрионов черепах достаточно долго, внешне маркируя сегментацию тела. Эмбриональная сегментация обуславливает метамерное строение внутренних органов, прежде всего элементов осевого скелета, но также может проявляться и в сегментарной организации покровов, что мы и наблюдаем у черепах (рис. 3б).

3. В ходе морфогенеза плакоды возникают не одновременно, а в определенной последовательности (рис. 6, а-в). Первыми появляются маргинальные и плевральные зачатки щитков карапакса (13 стадия эмбриогенеза). При этом маргинальные плакоды лежат в каждом септальном погружении краевой части туловища (рис. 3в, 4а), их число (12 пар) соответствует количеству сегментов формирующих панцирь (а точнее, количеству поперечных туловищных миосепт, разделяющих эти сегменты). Плевральные плакоды (4 пары) образуются симметрично на дорсолатеральной стороне тела в районах четных (II, IV, VI и VIII) туловищных миосепт (за первую туловищную миосепту принята та, в районе которой формируется первое ребро). Таким образом, в отличие от маргинальных, эти плакоды появляются не в каждой септальной складке, а через одну (рис. 3б). Центральные плакоды развиваются позднее (15 стадия), каждая в виде левого и правого зачатков (рис. 4б). Вскоре эти парные зачатки сливаются по медиальной линии, образуя пять единых центральных плакод. В норме центральные плакоды располагаются в районах нечетных (I, III, V, VII и IX) туловищных миосепт, т. е. в шахматном порядке с плевральными плакодами. Пластральные плакоды (6 пар) возникают позже возникновения плакод карапакса (16 стадия) по периферии соединительнотканного брюшного щита симметрично с каждой стороны тела. Места их возникновения не имеют явной связи с положением миосепт, однако косвенные данные позволяют эту связь предполагать. Во-первых, на более ранних стадиях онтогенеза периферическая область пластрона несет черты определенной сегментированности (Yntema, 1970; Guyot et al., 1994). Во-вторых, сходный характер развития всех щитков панциря косвенно указывает на вероятно сходный порядок детерминации их расположения. Судя по малому числу пластральных щитков (6 штук на 12 туловищных метамеров) и их размерным характеристикам, зачатки указанных щитков закладываются не в каждом сегменте тела, а, вероятно, через один. Таким образом, на 16 стадии развития эмбрионов черепах завершается начальный этап формирования их фолидоза, который условно можно назвать стадией эпидермальных плакод (рис. 5).

4. Окончательный рисунок фолидоза устанавливается на 17-18 стадиях эмбриогенеза при развитии кожно-роговых борозд, обособляющих щитки панциря (рис. 6г-е). Зачатки борозд формируются отдельными участками в виде неглубоких погружений эпидермиса в дерму. Эти погружения появляются, прежде всего, в местах наиболее резкого перепада толщины эпидермиса, что соответствует задним и заднебоковым границам плакод,

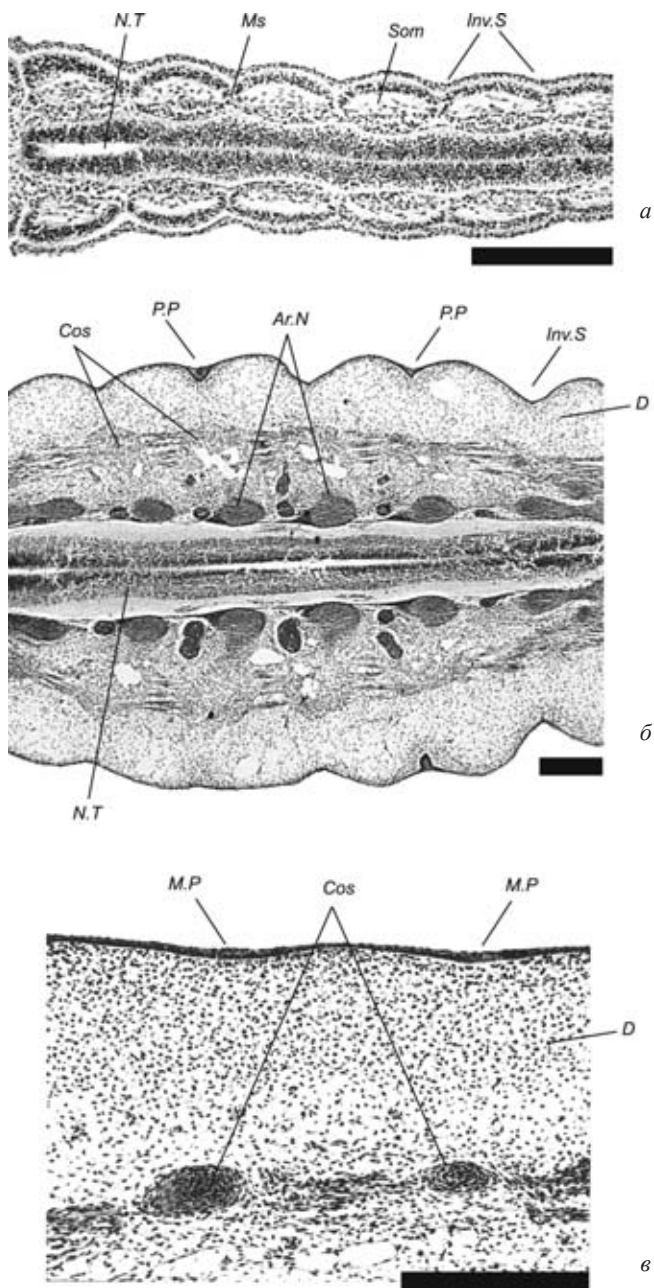


Рис. 3. Фронтальные срезы туловища эмбрионов черепах: а – *Testudo graeca*, 10-я стадия развития; б – *Emys orbicularis*, 15-я стадия развития; в – *Emys orbicularis*, 16-я стадия развития; Ar.N – нервная дуга, Cos – зачаток ребра, D – дерма, Inv.S – септальное углубление, M.P – маргинальная плакода, Ms – поперечная септа (миосепта), N.T – нервная трубка, P.P – плевральная плакода, Som – сомит. Срезы окрашены гематоксилином Делавиля с эозином. Масштабная линейка 250 мкм.

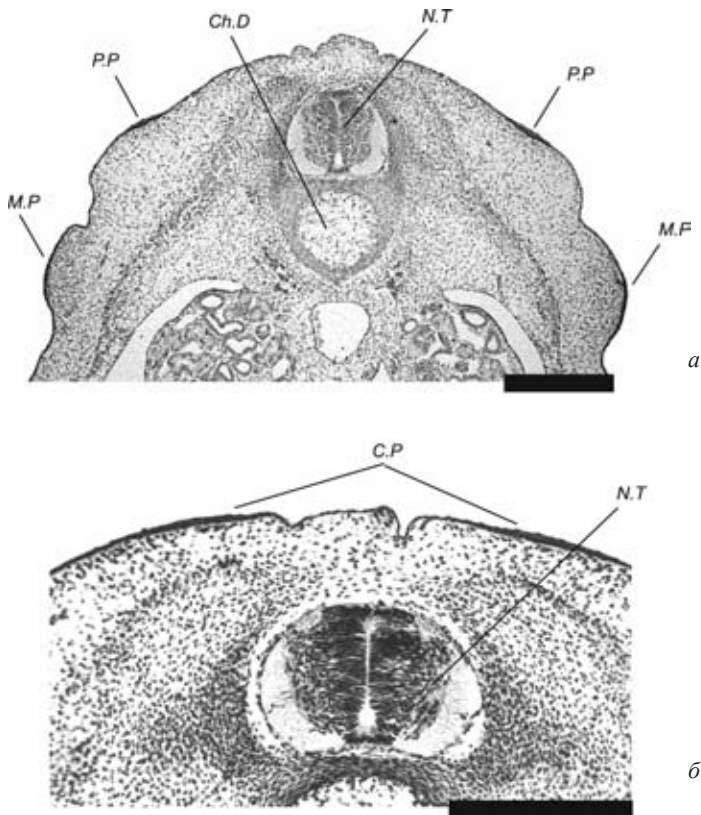


Рис. 4. Поперечные срезы туловища эмбрионов *Testudo graeca* на 15-й стадии развития: *a* – область плевральных плакод; *б* – область центральных плакод: *Ch.D* – хорда, *C.P* – центральная плакода. Остальные обозначения см. рис. 3. Срезы окрашены гематоксилином Делафильда с эозином. Масштабная линейка 250 мкм.

расширенных к этому времени. Далее разрастание зачатков борозд происходит вдоль границ между толстым и тонким эпидермисом до формирования между ними (бороздами) контактов и образования единой системы. В эмбриогенезе черепах первыми появляются центральные борозды, а затем происходит центробежное развитие более периферически расположенных центрo-плевральных и плевральных борозд. Маргинальные борозды карапакса и борозды пластрона закладываются, напротив, по периферии панциря и разрастаются центростремительно.

Установленные закономерности хода нормального развития рогового панциря черепах позволили понять природу возникновения его аномалий и в том числе многочисленных асимметричных вариантов строения. Нарушению симметрии в области центральных и плевральных щитков (возможно, также пластральных) наибольшей степени способствует наличие «вакантных» (в норме свободных от зачатков щитков) септальных погру-

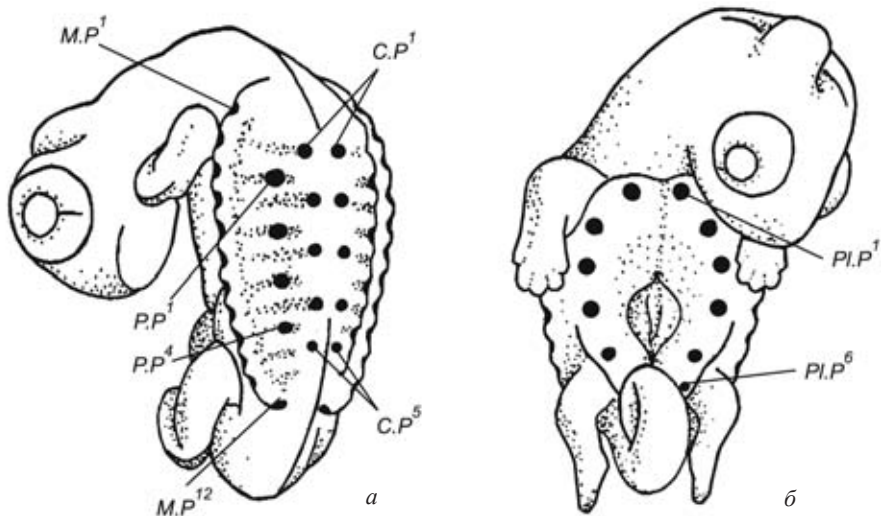


Рис. 5. Расположение зачатков роговых щитков (эпидермальных плакод) у эмбрионов черепах: *a* – область карапакса, 15-я стадия развития; *б* – область пластрона, 16-я стадия развития; *Pl.P* – пластральная плакода; 1–12 – порядковые номера плакод. Остальные обозначения см. рис. 3, 4.

жений. Именно поэтому, наиболее часто встречающимся типом аномалий является присутствие в фоллидозе дополнительных щитков, которые, по-видимому, появляются в этих вакантных местах даже при самых незначительных нарушениях онтогенеза. Отсутствие заметных морфологических различий между соседними сегментами и их септальными погружениями (т. е. как занятыми, так и незанятыми плакодами) указывает на то, что места возникновения плевральных плакод, по-видимому, не детерминированы строго предшествующим ходом развития, и поэтому вероятность появления отклонений в местоположении и количестве этих плакод, а затем и щитков особенно велика.

Данные по морфогенезу позволили установить причины коррелированного развития центральных и плевральных щитков в норме и при аномалии. Как было показано, центральные плакоды появляются позднее плевральных парными (левым и правым) зачатками. В норме их положение в районах нечетных туловищных миоисепт строго коррелирует с положением плевральных плакод, приуроченных к четным септальным погружениям. Черессегментный шахматный порядок расположения обсуждаемых роговых зачатков является базовым состоянием фоллидоза, унаследованным современными черепаками от предков. Несмотря на то, что это состояние не является абсолютно устойчивым, нами установлено, что, как правило, в случае асимметричной закладки плевральных щитков левые и правые зачатки центральных щитков развиваются тоже асимметрично, причем на

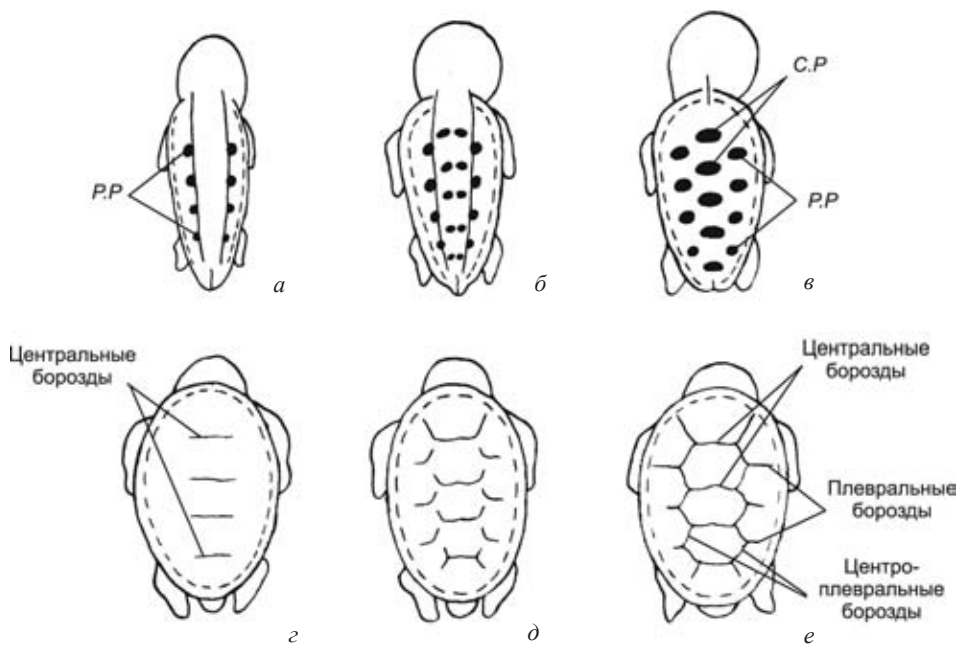


Рис. 6. Схема последовательности развития центральных и плевральных щитков карапакса в нормальном эмбриогенезе черепах (на примере *Testudo graeca*): а – стадия 13–14, б – стадия 15, в – стадия 16, г–е – стадия 17. Обозначения см. рис 3, 4.

каждой стороне тела в соответствие с указанным выше шахматным порядком чередования. Следовательно, положение зачатков центральных щитков определяется положением плевральных, а шахматный порядок расположения этих эпидермальных структур морфогенетически фиксирован строже, чем их билатеральная симметрия. В силу этого, разведенные на сегмент асимметрично заложенные парные зачатки центральных плакод чаще всего не сливаются по медиальной линии, а сохраняют самостоятельность, образуя в конечном итоге два ряда щитков центральной серии. Таким образом, можно заключить, что основная причина нарушения симметрии фоллидоза карапакса – это закладка плевральных щитков в билатерально несоответствующих сегментах тела, вызывающая в последствие асимметрию закладки центральных щитков. Эти нарушения в дефинитивном состоянии проявляются как: асимметрия контралатеральных плевральных щитков, изменение их формы, размерных характеристик и числа; наличие билатерально асимметричных центральных щитков, образование их двойного асимметричного ряда (рис. 7).

Судя по результатам морфогенетических исследований, щиткование пластрона формируется независимо от щиткования карапакса. Это подтверждают и многочисленные данные по индивидуальной изменчивости

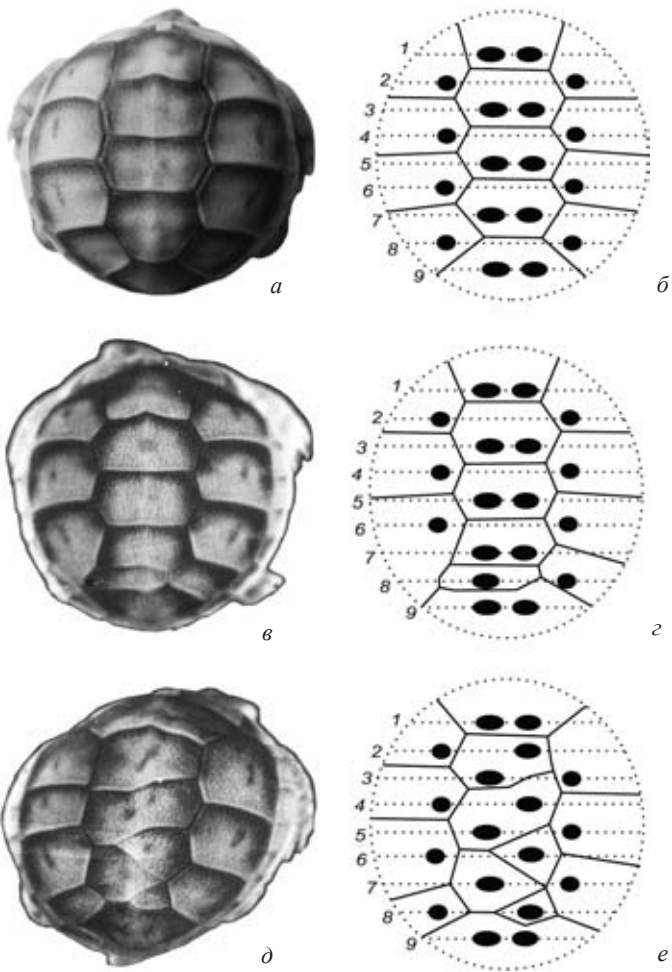


Рис. 7. Новорожденные экземпляры *Testudo graeca* с симметричным и асимметричным расположением центральных и плевральных щитков карапакса (а, в, д) и схематическое изображение этих вариантов строения с вероятным расположением эмбриональных зачатков щитков (центральных и плевральных плакод) по сегментам тела (б, г, е): а, б – состояние фолидоза, соответствующее норме; в, г – aberrантное состояние фолидоза с тремя плевральными щитками слева и дополнительным центральным щитком; д, е – aberrантное состояние фолидоза с асимметрией плевральных щитков и парностью щитков центрального ряда. Положение плакод показано черными кружками; положение поперечных туловищных миосепт – пунктиром; 1-9 – порядковые номера миосепт.

(Newman, 1905; Zangerl, Johnson, 1957; Cordero-Rivero et al., 2008 и др.). Во-первых, в пластроне щитки менее вариабельны, чем в карапаксе, и частота встречаемости уклонений от нормы значительно ниже. Во-вторых, аномалии в карапаксе чаще всего не сопровождаются тератологическими изменениями в пластроне. В-третьих, между вариабельностью карапакса и вариантами строения пластрона не обнаруживается корреляции. Вероятно,

меньшая степень изменчивости пластральных щитков в сравнении с карапаксальными связана с более простой организацией фолидоза брюшного щита и меньшим числом слагающих его роговых элементов (6 пар щитков).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фолидоз панциря черепах характеризуется двумя парадоксальными чертами: феноменальной филогенетической стабильностью и широчайшей индивидуальной изменчивостью. Устойчивость щиткования связана с базальными механизмами морфогенеза – поддержанием билатеральной симметрии и детерминацией положения зачатков щитков (эпидермальных плакод) первичной сегментацией тела зародыша. Вариабельность фолидоза обусловлена наличием в центральной, плевральной и пластральной областях панциря свободных от зачатков щитков сегментов (септальных углублений), которые могут «заполняться» экстраординарными плакодами даже при незначительных нарушениях эмбриогенеза. Эти aberrации имеют высокую частоту встречаемости и, как правило, приводят к асимметрии фолидоза. По-видимому, они генетически не детерминированы, не наследуются и не влияют на выживаемость и жизнеспособность индивидуумов. Исходя из морфогенетических данных, практически весь спектр изменчивости фолидоза панциря черепах обусловлен такими нарушениями эмбрионального развития как: асимметричная закладка контралатеральных эпидермальных плакод со сдвигом на сегмент или более, закладка дополнительных плакод в «свободных» септальных углублениях, атипичное слияние соседних эпидермальных плакод, отсутствие закладки регулярных эпидермальных плакод в типичных сегментах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коваленко Е.Е. 1992. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. СПб.: Изд-во СПбГУ. 142 с.
- Черепанов Г.О. 2005. Панцирь черепах: мофогенез и эволюция. СПб.: Изд-во СПбГУ. 184 с.
- Черепанов Г.О. 2002. Щиткование панциря черепах в онто- и филогенезе // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 4. С. 480–488.
- Alibardi L., Thompson M.B. 1999. Morphogenesis of shell and scutes in the turtle *Emydura macquarii* // Austral. j. zool. V. 47. P. 245–260.
- Bujes C.S., Verrastro L. 2007. Supernumerary epidermal shields and carapace variation in Orbigny's slider turtles, *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae) // Rev. bras. zool. curitiba. V. 24. № 3. P. 1–10.
- Cherepanov G.O. 2006. Ontogenesis and evolution of horny parts of the turtle shell / Fossil turtle research. Eds I. Danilov, J. Parham. Suppl. russ. j. herpetol. St.-Petersburg. P. 19–33.
- Coker R.E. 1910. Diversity in the scutes of *Chelonia* // J. morphol. V. 21. P. 1–75.

- Coker R.E. 1905. Gadow's hypothesis of «orthogenetic» variation in *Chelonia* // Johns Hopkins univ. circ. V. 24. № 178. P. 9–24.
- Cooke J. 2004. The evolutionary origins and significance of vertebrate left-right organisation // *Bioessays*. V. 26. № 4. P. 413–421.
- Cordero-Rivera A., Ayres Fernández C., Velo-Antón G. 2008. High prevalence of accessory scutes and anomalies in Iberian populations of *Emys orbicularis* // *Rev. esp. herp.* V. 22. P. 5–14.
- Deraniyagala P.E.P. 1939. Tetrapod reptiles of Ceylon. V. 1. Testudinates and crocodylians. London: Dubau and Co. 412 p.
- Ergene S., Aymak C., Ucar A.H. 2011. Carapacial scute variation in green turtle (*Chelonia mydas*) and loggerhead turtle (*Caretta caretta*) hatchlings in Alata, Mersin, Turkey // *Turk. j. zool.* V. 35. № 3. P. 343–356.
- Ewert M.A. 1985. Embryology of turtles. Biology of the reptilia. V. 14 / Eds C. Gans, F. Billett, P.F.A. Maderson. N.-Y.: John Wiley and Sons. P. 75–268.
- Gadow H. 1899. Orthogenetic variations in the shell of *Chelonia*. Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty islands and elsewhere, collected during the years 1895, 1896, and 1897 / Ed. A. Willey. Pt 3. P. 207–222.
- Gaffney E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys* // *Bull. amer. mus. nat. hist.* V. 194. 263 p.
- Gilbert S.F., Cebra-Thomas J.A., Burke A.C. 2007. How the turtle gets its shell / Biology of turtles. Eds J. Wyneken, M.H. Godfrey, V. Bels. Boca Raton, London, N.-Y.: CRC press. P. 1–16.
- Greenbaum E.A. 2002. Standardized series of embryonic stages for the emydid turtle *Trachemys scripta* // *Can. j. zool.* V. 80. P. 1150–1170.
- Guyot G., Pieau C., Renous S. 1994. Développement embryonnaire d'une tortue terrestre, la tortue d'Hermann, *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 // *Ann. sci. nat. zool.* Paris. V. 15. P. 115–137.
- López-Gracia M.L., Ros M.A. 2007. Left-right asymmetry in vertebrate development (Advances in anatomy, embryology and cell biology). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 126 p.
- Lynn W.G., Ullrich S.M.C. 1950. Experimental production of shell abnormalities in turtles // *Copeia*. № 4. P. 253–262.
- Mahmoud I.Y., Hess G.L., Klicka J. 1973. Normal embryonic stages of the western painted turtle, *Chrysemys picta bellii* // *J. morphol.* V. 141. P. 269–280.
- Mast R.B., Carr J.L. 1989. Carapacial scute variation in Kemp's ridley sea turtle (*Lepidochelys kempi*) hatchlings and juveniles / Conservation and Management. Eds C.W. Caillouet, J. Landry, A.M. Landry. Texas A&M univ. sea grant college program Galveston (TAMU-SG-89-105), P. 202–219.
- Miller J.D. 1985. Embryology of marine turtles / Biology of the Reptilia. V. 14. Eds C. Gans, F. Billett, P.F.A. Maderson. N.-Y.: John Wiley and Sons. P. 269–328.
- Newman H.H. 1905. The significance of scute and plate «abnormalities» in *Chelonia* // *Biol. bul.* V. 10. № 2. P. 68–114.

- Parker G.H.* 1901. Correlated abnormalities in the scutes any bony plates of the carapace of the sculptured tortoise // *Am. nat.* V. 35. P. 17–24.
- Pritchard P.C.H.* 1979. *Encyclopedia of turtles.* Hong-Kong: T.F.H. publ. inc. 895 p.
- Pritchard P.C.H.* 2007. Evolution and structure of the turtle shell / *Biology of turtles.* Eds J. Wyneken, M.H. Godfrey, V. Bels. Boca Raton, London, N.-Y.: CRC press. P. 45–84.
- Rogers L.J., Andrew R. (eds). 2002. *Comparative vertebrate lateralization.* Cambridge: Cambridge univ. press. 660 p.
- Velo-Antón G., Becker C.G., Cordero-Rivera A.* 2011. Turtle carapace anomalies: the roles of genetic diversity and environment // *PlosOne.* V. 6. 4. P. 1–11.
- Yntema C.L.* 1968. A series of stages in the embryonic development of *Chelydra serpentina* // *J. morphol.* V. 125. № 2. P. 219–251.
- Yntema C.L.* 1970. Extirpation experiments on embryonic rudiments of the carapace of *Chelydra serpentina* // *J. morphol.* V. 132. P. 235–244.
- Zangerl R.* 1969. The turtle shell // *Biol. reptilia.* London, N.-Y.: Acad. press. V. 1. P. 311–339.
- Zangerl R., Johnson R.G.* 1957. The nature of shield abnormalities in the turtle shell // *Fieldiana. Ser. geol.* V. 10. № 29. P. 341–362.

PATTERNS OF SCUTES DEVELOPMENT IN TURTLES SHELL: SYMMETRY AND ASYMMETRY

G.O. Cherepanov

The mosaic of scutes (pholidosis) in turtle shells is characterized by two phenomenal features: phylogenetic stability of the general body plan and by wide individual variability. The study of morphogenesis of turtles allowed finding an explanation for this phenomenon. It was found that the scutes rudiments formed in embryogenesis as local epidermal thickenings - placodes. It is shown that the position of placodes strictly confined to certain parts of the body, and their foundation is realized in strict sequence. In the carapace placodes are formed exclusively opposite trunk myoseptum - in septal depressions of the embryo coatings, at the same time, marginal placodes are formed in each septal depressions (i.e., segment by segment), other lateral line placodes are formed through one such depression. Stability pattern of scute formation associated with the basic mechanisms of morphogenesis, engaged the maintenance of bilateral symmetry and determination of scutes rudiments position of the primary segmentation of the embryo body. The presence of septal depressions (= segments) in turtle embryos that are free from scutes rudiments in which with minor violations of embryogenesis can occur additional placodes is the main cause of pholidosis variability. These aberrations have a high frequency of occurrence and, as a rule, lead to asymmetry of the shell structure.

The main cases of turtle shell pholidosis symmetry breaking are caused by such variations in ontogeny as asymmetric formation of epidermal placodes with shift to one side of the body segment or more, the formation of additional placodes in the “free” septal depressions, atypical fusion of neighboring epidermal placodes, lacking of formation of regular epidermal placodes in typical body segments.

Keywords: turtle shell, scutes, morphogenesis, anomalies of the pholidosis.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ОДНОГО ИЗ ТИПОВ НЕЙРОНОВ СЕТЧАТКИ ПРИ ВИДИМОЙ СИММЕТРИИ ЕГО МОРФОЛОГИИ

Е.М. Максимова

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва
maximova@iitp.ru

Дирекционально избирательные нейроны существуют на разных этапах зрительной системы у разных позвоночных и беспозвоночных животных. Такие клетки, как видно из названия, по-разному (асимметрично) реагируют на разнообразные движущиеся зрительные стимулы в зависимости от направления их движения. Контрастные границы, полосы, пятна любых размеров, движущиеся в предпочтительном направлении, вызывают мощный импульсный разряд нейрона, но те же самые стимулы, движущиеся в противоположном, «нуль»-направлении, не вызывают никакой реакции. Иными словами, такие нейроны умеют вычислять направление движения стимула, что может быть использовано в разных формах зрительно обусловленного поведения.

ДИРЕКЦИОНАЛЬНО ИЗБИРАТЕЛЬНЫЕ ГАНГЛИОЗНЫЕ КЛЕТКИ СЕТЧАТКИ

В сетчатке происходит существенная обработка изображения внешнего мира, проецируемого оптикой глаза на фоторецепторную поверхность. Выходные нейроны сетчатки – ганглиозные клетки (ГК) разных морфофизиологических типов (которых более двух десятков) посылают каждый свои описания изображения в разные зрительные центры мозга (Roska, Werblin, 2001; Marc, Jones, 2002; Rockhill et al., 2002; Sun et al., 2002; Kong et al., 2005; Masland, 2012).

Каждая ГК обрабатывает небольшую часть изображения, в пределах своего рецептивного поля (РП) – области рецепторной поверхности (от единиц до сотен рецепторов), с которой она связана через биполяры, горизонтальные клетки и амакриновые клетки. На какие признаки изображе-

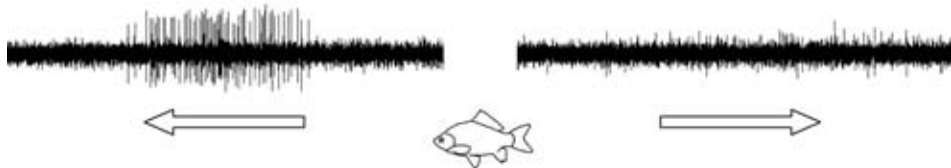


Рис. 1. Реакция дирекционально избирательной ганглиозной клетки сетчатки карася на стимул, движущийся через ее рецептивное поле (регистрация от аксональных окончаний в тектуме): *а* – стимул движется в предпочтительном каудо-ростральном направлении; *б* – отсутствие реакции при движении стимула в ростро каудальном, 0-направлении; стрелками указано направление движение стимула относительно рыбы.

ния – размер стимула, знак контраста, цвет, направление и скорость движения и т. д. – ГК «обращает внимание» (характер обработки изображения) определяется ее специфическими синаптическими связями с нейронами предыдущих этажей, т. е. устройством ее РП (рис. 1). Передача сигналов биполяров (10 типов) и сигналов разнообразных амакриновых клеток (более 20 типов) на дендриты ГК происходит во внутреннем синаптическом слое (ВСС), в разных его стратах, посредством разных нейромедиаторных механизмов (Marc, 1986; Masland, 2001; Максимова, 2008).

В сетчатке млекопитающих (кроликов, мышей) описано четыре физиологических типа дирекционально избирательных ганглиозных клеток (ДИГК), предпочитающих темпоро-назальное, дорзо-вентральное, вентро-дорзальное или назо-темпоральное направления движения стимулов. Это так называемые «быстрые» ДИГК, работающие в широком диапазоне скоростей движения стимулов (Barlow, Levick, 1965; Vanev, 1994; Weng et al., 2005). Недавно при помощи генетических методов удалось увидеть еще три новых типа ДИГК в сетчатке мыши (Rivlin-Etzion et al., 2011).

У рыб, черепах и японских перепелов ДИГК выделяют три направления: темпоро-назальное и два других, отстоящих от него на 120° (рис. 2) (Максимов В., Максимова Е., Maximov П., 2005; Maximov V., Maximova E., Maximov P., 2005); Bowling, 1980; Jacobson, Gaze, 1964; Uchiyama, Kanaya, Sonohata, 2000).

Кроме «быстрых» ДИГК у животных-представителей всех крупных таксонов есть т.н. «медленные» ДИГК, работающие в диапазоне малых скоростей движения стимулов. Медленные ДИГК подразделяются на три группы по одному из трех предпочтительных направлений движения стимулов, отличающихся друг от друга на 120° , сообразно плоскостям полукруглых каналов (Barlow et al., 1964; Giolli, Blanks, 2005; Sun et al., 2006; Yonehara et al., 2008).

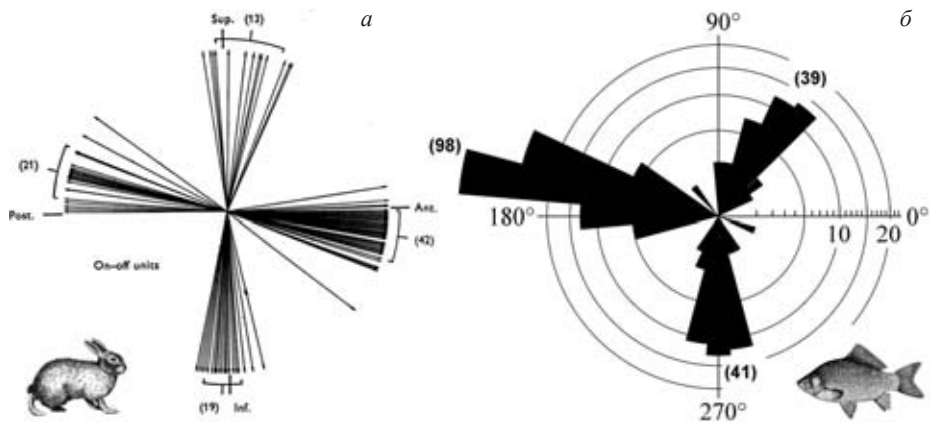


Рис. 2. Гистограммы распределения предпочтительных направлений дирекционально избирательных клеток сетчатки: *а* – кролика (по Барлоу и др., 1964), *б* – караса (собственные данные) в полярных координатах; цифрами в скобках указано количество клеток с данным предпочтительным направлением.

В разных лабораториях мира в течение 50 лет, начиная с 1965 г., когда впервые были описаны ДИГК в сетчатке кролика (Barlow, Levick, 1965), разными способами пытались выяснить механизм генерации асимметричной реакции ДИГК.

В первую очередь причину асимметрии реакции ДИГК пытались искать в форме их дендритов, поскольку физиологические свойства ганглиозных клеток во многом определяются морфологией дендритов: уровнем стратификации, размером и формой дендритного дерева, характером его ветвления, кабельными свойствами. Однако, все четыре типа «быстрых» дирекционалов кролика (а также других исследованных животных), имеющие разные предпочтительные направления, будучи окрашены внутриклеточно, оказались совершенно одинаковы по строению кроны дендритов*. Симметричные, относительно тела клетки, «кружевные» дендриты «быстрых» ДИГК плоско ветвятся в двух узких стратах ВСС, где они костратифицированы с плексусами отростков on- и off-популяций звездчатых (starburst) амакриновых клеток (He, Jin, Masland, 1999; Kittila, Massey, 1997; Dong et al., 2004; Максимова, Левичкина, Утина, 2006; O'Malley, Sandell, Masland, 1992; Lee, Kim, Zhou, 2010). Поля отростков звездчатых амакриновых клеток тоже симметричны относительно тела клетки и по размерам практически совпадают с дендритными полями ДИГК (Famiglietti, 1992; Dong et al., 2004; Masland, Mills, Hayden, 1984).

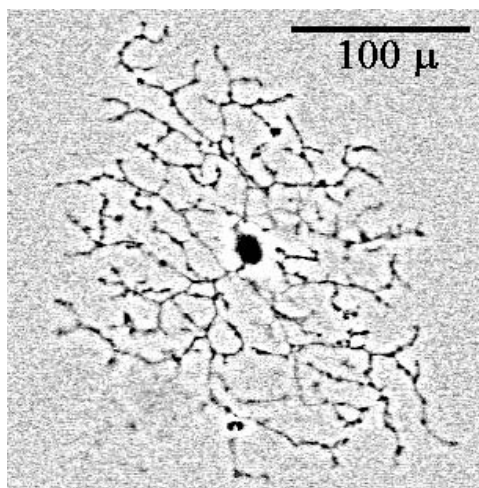


Рис. 3. Дендритное дерево предположительно дирекционально избирательной ганглиозной клетки сетчатки караса с характерной, симметричной относительно тела клетки, «кружевной» структурой. Окраска DiI со среза зрительного нерва. Изображение инвертировано по знаку контраста (по: Максимова и др., 2006).

При петч-клямп отведении от ДИГК было показано, что асимметрична именно импульсная выходная реакция. И ВПСП и ТПСП присутствуют в клетке при движении стимулов и в предпочтительном, и в θ -направлении. В первом случае – ВПСП больше ТПСП, и импульсная реакция возникает, а во втором – ТПСП больше ВПСП, и порог генерации импульсов не достигается (Fried, Münch, Werblin, 2002).

При помощи потенциалзависимых красок – метод функционального кальциевого имаджинга – было показано, что асимметрия возбуждения в сетчатке появляется впервые в звездчатых амакриновых клетках. Возбуждение развивается от тела клетки центрифугально в одном из секторов дендритного дерева, не затрагивая остальную крону (Euler, Detwiler, Denk, 2002).

Остается непонятно, каким образом это асимметричное возбуждение амакринов, в результате которого выделяется ГАМК, избирательно передается на дендриты разных типов ДИГК. Вопрос осложняется двумя обстоятельствами: 1) поля отростков звездчатых амакриновых клеток сильно перекрываются, 2) отростки звездчатых амакринов и дендритов ДИГК с разными предпочтительными направлениями не только костратифицированы, но и кофасцикулированы (Dong et al., 2004; Famiglietti, 1992; Vaney, 1994).

У разных исследованных животных морфология этих нейронов одинакова (рис. 3). Тщательная морфометрия дендритных ветвлений, подсчет первичных, вторичных и третичных отростков дендрита в разных участках дендритного поля не выявили никаких различий (корреляций) относительно предпочтительного и θ -направления в рецептивном поле ДИГК. Эта морфологическая симметрия заволаживала и ставила в тупик (Chen, Chiao, 2008).

Фармакологическими методами показано, что асимметрия реакции ДИГК – торможение импульсной реакции при движении стимула в θ -направлении – осуществляется γ -аминомасляной кислотой (ГАМК) (He et al., 1999). Причем ГАМК выделяется из варикозов дендритов именно звездчатых амакринов (Yoshida et al., 2001).

Наконец, применение нового подхода – комбинирование двухфотонного функционального кальциевого имаджинга и SBEM (serial block-face electron microscopy) привело к пониманию механизма асимметрии реакции «быстрых» ДИГК (Briggman, Helmstaedter, Denk, 2011).

На участке живой сетчатки мыши размером 300x300 мкм было визуализировано методом кальциевого имаджинга 25 звездчатых амакриновых клеток и 25 ДИГК. Последние были представлены четырьмя группами, с предпочтением к одному из четырех направлений движения стимулов, условно названными северным (6 ДИГК), восточным (8 ДИГК), южным (7 ДИГК) и западным (4 ДИГК). По данным SBEM были реконструированы «скелеты» этих 25 звездчатых амакринов и 25 ДИГК. Были рассмотрены контакты между отростками 6 ДИГК и 25 амакриновых клеток. Из 9260 контактов отростков амакриновых и ГК 831 были признаны синапсами. Картирование положения этих тормозных синапсов на участках дендритов ДИГК с разными предпочтительными направлениями позволила увидеть значительную асимметрию в количестве синаптических контактов на дендритах. Они в основном кластеризовались вдоль 0-направления ДИГК. Например, ориентированные на север веточки дендритов всех 25 амакринов образовывали синаптические контакты главным образом на веточках дендритов разных ДИГК, ориентированных в южном предпочтительном направлении. Каждая ДИГК организуют свою дирекциональную избирательность, собирая в основном те входы звездчатых амакринов, которые подавляют ее возбуждение в 0-направлении, то есть с веточек, ориентированных вдоль 0-направления. Это подтверждает идею, что расположенные в 0-направлении входы звездчатых амакринов подавляют возникновение дендритных спайков ДИГК при движении стимула в 0-направлении.

Об избирательном «напаивании» тормозных синапсов в определенном участке дендрита дирекционала свидетельствуют и результаты опытов с одновременной регистрацией реакций от пар ганглиозная – амакриновая звездчатая клетки (всего 25 пар), находящихся друг от друга на расстоянии «вытянутой руки»-дендрита. Тормозное влияние ГАМК на реакцию ДИГК, вызванное электрической стимуляцией звездчатой амакриновой клетки, было наибольшим в тех парах, когда амакриновые клетки были расположены в 0-направлении ДИГК. Тормозное влияние отсутствовало, когда амакриновые клетки находилась в предпочтительном направлении от ДИГК, и было незначительным при промежуточном взаимном расположении (Lee, Kim, Zhou, 2010).

В электрофизиологических опытах на рыбах при исследовании взаимодействия стимулов в пределах РП ДИГК, избирательных к трем разным направлениям движения стимулов, зона тормозного взаимодействия выявлялась с «нулевой» стороны их рецептивного поля (Danjanović, Maximova, Maximov V., 2009).

Кроме классических «быстрых» дирекционалов с описанными свойствами, проецирующихся в ТО, у млекопитающих, рыб и черепах, как говорилось выше, существуют «медленные» дирекционалы, проецирующиеся в ядра добавочной зрительной системы. Судя по морфологическим, иммунохимическим и фармакологическим критериям, их РП устроены сходным образом (He, Masland, 1998; Famiglietti, 1992; Dong et al., 2004).

Генетические исследования показали, что «быстрые» ДИГК, помимо классических, с симметричными кронами дендритов, включают в себя ДИГК с асимметричными кронами дендритов, причем предпочтительное направление совпадает с вектором направления ветвления кроны дендрита. Во всем остальном они сходны с классическими (Rivlin-Etzion et al., 2011).

РАЗВИТИЕ ДИРЕКЦИОНАЛЬНОЙ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ

В результате титанической ювелирной работы наконец была обнаружена морфологическая основа функциональной асимметрии. Каждый подтип ДИГК отвечает на движение вдоль одной из 4 осей зрительном поле, благодаря единственному типу синаптических входов, который он получает. Чтобы достичь такой замечательной степени напавания синаптических контактов (*wiring specificity*) внешне идентичные ДИГК вероятно различны на молекулярном уровне (Kay et al., 2011). Однако встает вопрос, как в процессе развития обеспечивается избирательность синаптических контактов участков одинаково направленных отростков многих звездчатых амакриновых клеток с контрпараллельными участками дендритов ДИГК?

При установлении избирательных контактов участков дендритов звездчатых амакринов с дендритными участками ДИГК не могут быть использованы такие ключи как уровень ветвления отростков дендритов, так как ДИГК с разными предпочтениями костратифицированы и кофасцикулированы; не может быть использовано и нейромедиаторное средство или только клеточная фенотипическая идентификация. Должна как-то учитываться взаимная дендритная геометрия амакриновых и ганглиозных клеток.

Дендриты ганглиозных клеток сетчатки разных типов в процессе онтогенеза ведут себя по-разному. У одних – изначально диффузный дендрит, ветвящийся во всей толще ВСС, постепенно по ходу развития стратифицируется (Coombs, Vav Der List, Chapula, 2007). Изменение его формы происходит под влиянием ацетилхолиновых волн в сетчатке, зависит от раннего зрительного опыта. Stacy, Wong, 2003). У других – в том числе у дирекционально избирательных ганглиозных клеток – как «быстрых», так и «медленных», дендриты формируются в своем окончательном виде рано, к моменту возникновения светочувствительности, и не изменяются в процессе развития. Не изменяются и их аксональные проекции в ТО. Дирекци-

онная избирательность не зависит ни от АХ волн в сетчатке, ни от раннего зрительного опыта, а целиком определяется генетическими программами (Elstrott et al., 2008; Chen et al., 2009; Sun, Han, He, 2011).

Оптокинетический и оптомоторный рефлекс у мышей, связанные с деятельностью как быстрых, так и медленных ДИГК, возникают в онтогенезе к моменту прорезания глаз, сохраняются при темновом содержании (Yonehara et al., 2008).

У мальков данио (аквариумная рыбка *Danio regio* L.) на 5-7 день после оплодотворения икринок уже выражены и опто-кинетический и оптомоторный рефлекс (Portugues, Engert, 2009).

У 6-дневной рыбки данио при помощи трансгенного маркера кальция (Ca⁺⁺) показано, что в ТО уже существуют упорядоченные проекции аксональных терминалей ДИГК трех типов (по предпочтительному направлению (Nikolaou et al., 2012).

Реакции ДИГК, регистрируемые электрофизиологически, от их аксональных терминалей в ТО у взрослых рыб разных видов изучены подробно (V. Maximov, Maximova, P. Maximov, 2005; Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В., 2007; Damjanović et al., 2012). Генетические (морфологические) данные, полученные на 6-дневных мальках, и электрофизиологические данные на взрослых рыбах свидетельствуют о неизменности проекций ДИГК и по количественному соотношению отдельных типов по предпочтительным направлениям, и по относительной глубине регистрации реакций, избирательных к одному из трех направлений движения стимулов.

Инструментом избирательности связей клеток разных этажей зрительной системы и пространственной организации дендритных полей являются адгезивные молекулы, такие как JAM-B, Dasm-1, Dscam, Sidekick-1, Sidekick-2, SPIG 1, экспрессирующиеся на определенных этапах эмбриогенеза на мембранах клеток сетчатки (Yamagata et al., 2006; Yamagata, Sanes, 2008; Yonehara et al., 2008; Fuerst et al., 2008; Максимова, 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зенкин Г.М., Пигарев И.Н. 1969. Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки щуки // Биофизика. Т. 14. С. 722–730.
- Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В. 2005. Классификация directionally-selective элементов, регистрируемых в тектуме карася // Сенсорные системы. Т. 19. № 4. С. 342–356.
- Максимова Е.М. 2008. Нейромедиаторы сетчатки и перестройки в нервных слоях сетчатки при дегенерации фоторецепторов. Обзор // Сенсорные системы. Т. 22. № 1. С. 36–51.
- Максимова Е.М. 2009. Молекулярно-генетическая идентификация нейронов сетчатки // Сенсорные системы. Т. 23. № 4. С. 283–292.

- Максимова Е.М., Левичкина Е.В., Утина И.А. 2006. Морфология предполагаемых дирекционально-избирательных ганглиозных клеток, трассированных DiI в сетчатке рыб // Сенсорные системы. Т. 20. № 4. С. 279–287.
- Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В. 2007. Цветовые свойства детекторов направления движения, проецирующихся в тектум карася // Сенсорные системы. Т. 21. № 1. С. 19–28.
- Barlow H.B., Levick W.R. 1965. The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina // J. physiol. V. 178. С. 477–504.
- Briggman K.L., Helmstaedter M., Denk W. 2011. Wiring specificity in the direction-selectivity circuit of the retina // Nature. V. 471. С. 183–188.
- Borst A., Euler.. 2011. Seeing things in motion: models, circuits, and mechanisms // Neuron. С. 974–994.
- Chen Y.-C., Chiao C.-C. 2008. Symmetric synaptic patterns between starburst amacrine cells and direction selective ganglion cells in the rabbit retina // J. comp. neurol. V. 508. С. 175–183.
- Chen M., Weng S., Deng Q. et al. 2009. Physiological properties of direction-selective ganglion cells in early postnatal and adult mouse retina // J. physiol. V. 587. № 4. P. 819–828.
- Coombs J.L., Van Der List D., Chapula L.M. 2007. Morphological properties of mouse retinal ganglion cells during postnatal development // J. comp. neurol. V. 503. P. 803–814.
- Damjanović I., Maximova E.M., Maximov V.V. 2009. Receptive field sizes of direction-selective units in the fish rectum // J. integr. neurosci. V. 8. № 1. P. 77–93.
- Dong W., Sun W., Zhang Y. et al. 2004. Dendritic relationship between starburst amacrine cells and directionselective ganglion cells in the rabbit retina // J. physiol. V. 556. P. 11–17.
- Elstrott J., Anishchenko A., Greschner M. et al. 2008. Direction selectivity in the retina is established independent of visual experience and cholinergic retinal waves // Neuron. V. 58. № 4. P. 499–506.
- Euler T., Detwiler P.B., Denk W. 2002. Directionally selective calcium signals in dendrites of starburst amacrine cells // Nature. V. 418. P. 845–852.
- Famiglietti E.V. 1992. Dendritic co-stratification of ON and ON-OFF directionally selective ganglion cells with starburst amacrine cells in rabbit retina // J. comp. neurol. V. 324. P. 322–335.
- Fried S.I., Münch T.A., Werblin F.S. 2002. Mechanisms and circuitry underlying directional selectivity in the retina // Nature. V. 420. P. 411–414.
- Fuerst P.G., Koizumi A., Masland R.H., Burgess R.W. 2008. Neurite arborization and mosaic spacing in the mouse retina require DSCAM // Nature. V. 451. P. 470–474.
- Gabriel J.P., Trivedi C.A., Maurer C.M. et al. 2012. Layer-specific targeting of direction-selective neurons in the zebrafish optic tectum // Neuron. V. 76. P. 1147–1160.
- Giolli R.A., Blanks R.H.I., Lui F. 2005. The accessory optic system: basic organization with an update on connectivity, neurochemistry, and function // Progress in brain research. V. 151. P. 407–440.

- Grana A., Engert F.* Direction selectivity in the larval zebrafish tectum is mediated by asymmetric inhibition // *Frontiers in Neural Circuits* www.frontiersin.org September 2012|V.6|Article59. | 2
- He S., Masland R.H.* 1998. On direction-selective ganglion cells in the rabbit retina: dendritic morphology and pattern of fasciculation // *Vis. neurosci.* V. 15. P. 369–375.
- He S., Jin Z.F., Masland R.H.* 1999. The nondiscriminating zone of directionally selective retinal ganglion cells: comparison with dendritic structure and implications for mechanism // *J. neurosci.* V. 19. P. 8049–8056.
- Jacobson M., Gaze R.M.* 1964. Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the goldfish // *Q. j. exp. physiol.* V. 49. P. 199–209.
- Kay J.N., De la Huerta I., Kim I.-J.* et al. 2011. Retinal ganglion cells with distinct directional preferences differ in molecular identity, structure, and central projections // *J. neurosci.* V. 31. № 21. P. 7753–7762.
- Kim I.-J., Zhang Y., Yamagata M.* et al. 2008. Molecular identification of a retinal cell type that responds to upward motion // *Nature.* V. 452. P. 478–482.
- Kittila C.A., Massey S.C.* 1997. Pharmacology of directionally selective ganglion cells in the rabbit retina // *J. neurophysiol.* V. 77. P. 675–689.
- Kong J.H., Fish D.R., Rockhill R.L., Masland R.H.* 2005. Diversity of ganglion cells in the mouse retina: Unsupervised morphological classification and its limits // *J. comp. neurol.* V. 489. № 3. P. 293–310.
- Lee S., Kim K., Zhou Z.J.* 2010. Role of ACh-GABA cotransmission in detecting image motion and motion direction // *J. neuron.* V. 11. 031.
- Masland R.H.* 2001. The fundamental plan of the retina // *Nature.* V. 4. P. 877–886.
- Masland R.H.* 2012. The neuronal organization of the retina // *Neuron* V. 76. № 2. P. 266–80.
- Masland R.H., Mills J.W., Hayden S.A.* 1984. Acetylcholine-synthesizing amacrine cells: identification and selective staining by using radioautography and fluorescent markers // *Proc. roy. soc. Lond. B.* V. 223. P. 79–100.
- Marc R.E.* 1986. Neurochemical stratification in the inner plexiform layer of the vertebrate retina // *Vision res.* V. 26. P. 223–238.
- Marc R.E., Jones B.W.* 2002. Molecular phenotyping of retinal ganglion cells // *J. neurosci.* V. 22. № 2. P. 413–427.
- Maturana H.R., Frenk S.* 1963. Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina // *Science.* V. 142. P. 977–979.
- Maximov V., Maximova E., Maximov P.* 2005. Direction selectivity in the goldfish tectum revisited // *Ann. N.-Y. acad. sci.* V. 1048. P. 198–205.
- Maximova E., Pushchin I., Maximov P., Maximov V.* 2010. Presynaptic and postsynaptic visual responses in the goldfish tectum as revealed by calcium channel blocker // *JIN.* V. 11. № 2. P. 183–191.
- Nikolaou N., Lowe A.S., Walker A.S.* et al. 2012. Parametric functional maps of visual inputs to the tectum // *Neuron.* V. 76. P. 317–324.

- Portugues R., Engert F.* 2012. The neural basis of visual behaviors in the larval zebrafish // *Frontiers neural. circuits.* V. 6. Art. 59. P. 1–9.
- Rivlin-Etzion M., Zhou K., Wei W.* et al. 2011. Transgenic mice reveal unexpected diversity of ON-OFF direction-selective retinal ganglion cell subtypes and brain structures involved in motion processing // *J. neurosci.* V. 31. № 24. P. 8760–8769.
- Rockhill R.L., Daly F.J., MacNeil M.A.* et al. 2002. The diversity of ganglion cells in a mammalian retina // *J. neurosci.* V. 22. P. 3831–3843.
- Roska B., Werblin F.* 2001. Vertical interactions across ten parallel, stacked representations in the mammalian retina // *Nature.* V. 410. P. 583–587.
- Stacy R.C., Wong R.O.L.* 2003. Developmental relationship between cholinergic amacrine cell processes and ganglion cell dendrites of the mouse retina // *J. compar. neurol.* V. 456. P. 154–166.
- Tsvilling V., Donchin O., Shamir M., Segev R.* 2012. Archer fish fast hunting maneuver may be guided by directionally selective retinal ganglion cells // *Europ. j. neurosci.* V. 35. P. 436–444.
- Sun L., Han X., He S.* 2011. Direction-selective circuitry in rat retina develops independently of GABAergic, cholinergic and action potential activity // *PLoS.* V. 6. Iss 5. e19477. P. 1–10.
- Uchiyama H., Kanaya T., Sonohata S.* 2000. Computation of motion direction by quail retinal ganglion cells that have a nonconcentric receptive field // *Vis. neurosci.*
- Vaney D.I.* 1994. Territorial organization of direction-selective ganglion cells in rabbit retina // *J. neurosci.* V. 14. P. 6301–6316.
- Weng S., Sun W., He S.* 2005. Identification of ON–OFF direction-selective ganglion cells in the mouse retina // *J. physiol.* V. 562. № 3. P. 915–923.
- Sun W., Deng Q., Levick W.R., He S.* 2006. On direction-selective ganglion cells in the mouse retina // *J. physiol.* V. 576. № 1. P. 197–202.
- Yamagata M., Sanes J.R.* 2008. Dscam and Sidekick proteins direct lamina-specific synaptic connections in vertebrate retina // *Nature.* V. 451|24.
- Yamagata M., Sanes J. R., Weiner A.* et al. 2006. Labeled lines in the retinotectal system: markers for retinorecipient sublaminae and the retinal ganglion cell subsets that innervate them // *Mol. cell. neurosci.* V. 33. P. 296–310.
- Yonehara K., Ishikane H., Sakuta H.* et al. 2008. Identification of retinal ganglion cells and their projections involved in central transmission of information about upward and downward image motion // *Nature.* V. 1. P. 4521.
- Yonehara K., Shintani T., Suzuki R.* et al. 2008. Expression of SPIG1 reveals development of a retinal ganglion cell subtype projecting to the medial terminal nucleus in the mouse // *PLoS ONE.* 3:e1533.
- Yoshida K., Watanabe D., Ishikane H.* et al. 2001. A key role of starburst amacrine cells in originating retinal directional selectivity and optokinetic eye movement // *Neuron.* V. 30. P. 771–780.

FUNCTIONAL ASYMMETRY OF ONE OF THE TYPES OF RETINA NEURONS DURING ITS VISIBLE MORPHOLOGICAL SYMMETRY

E.M. Maksimova

Direction-selective neurons exist at different levels of the visual system in different vertebrate and invertebrate animals. According to its name, such cells react differently (asymmetrically) to different moving incentives depending on their direction. Contrast borders, stripes, spots, which are moving in preferring direction, cause powerful impulse discharge of the neuron, but the same incentives moving in opposite direction, cause no reaction. So, these neurons are able to recognize the direction of an incentive movement. This may be used in different forms of visual-based behavior.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СИММЕТРИИ В МОРФОГЕНЕЗЕ СООБЩЕСТВ НИТЧАТЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ (PROKARYOTA) И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ КЛЕТОК НЕКОТОРЫХ METAZOA (EUKARYOTA)

В.В. Исаева^{1,2}, Е.Л. Сумина³, Д.Л. Сумин⁴

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

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

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Геологический ф-т

⁴САНИПЭБ, vv_isaeva@mail.ru

Анализируются результаты наблюдений и экспериментов, проведенных на нитчатых цианобактериях *Oscillatoria terebriformis* и *Microcoleus chthonoplastes*, и культивируемых клетках некоторых многоклеточных животных. Сообщества цианобактерий формируют состоящие из множества нитей пленки, тяжи, многолучевые агрегаты и полигональные сети. Культивируемые вне организма миогенные клетки куриного зародыша, гемоциты моллюска, целоциты морской звезды, как и клетки других Metazoa, проявляют координированное поведение и формируют упорядоченные ансамбли. Итак, при существенных различиях биологических механизмов подвижности и межклеточных взаимодействий и цианобактерии (Prokaryota), и культивируемые клетки Metazoa (Eukaryota) способны к социальному поведению и формированию упорядоченных сообществ с возникновением поворотной, спиральной и трансляционной симметрии.

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, принято выделение трех крупнейших доменов живого мира: Archaea, Bacteria и Eukarya (Eukaryota), и первые два домена представлены прокариотическими клетками (Muller et al., 2010; Wassenaar, 2012). Упорядоченные паттерны пространственного распределения клеток наблюдаются у представителей как Prokaryota, так и Eukaryota. Например, некоторые археи, в частности, два вновь описанных вида рода

Giganthauma, могут формировать длинные, до 30 мм, филаменты, которые у *G. karukerense* ассоциированы с бактериальными клетками (Muller et al., 2010). Исследованы разнообразные пространственные паттерны бактериальных колоний. Представители Bacteria способны к созданию многоклеточных сообществ с упорядоченной структурой; такие бактерии, как *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus* образуют параллельные ряды клеток, формируя радиальный, спиральный и фрактальный паттерны колоний (Ben-Jacob et al., 1992, 2004; Ben-Jacob, 1998; López et al., 2010). В частности, спиральный паттерн колоний движущихся бактерий *Bacillus subtilis* возникает за счет координированного перемещения клеток параллельно друг другу с отчетливой тенденцией к закручиванию клеточных потоков. У *Paenibacillus vortex* и некоторых представителей родов *Proteus* и *Pseudomonas* найдено «роевание» – координированное движение, обеспечиваемое активностью жгутиков (Ingham et al., 2012; Mastropaolo et al., 2012). Показано, что три вида вновь описанного рода *Winogradskyella* формируют сетеподобные клеточные агрегаты (Nedashkovskaya et al., 2005). Мухобактерии – социальные бактерии, способные к морфогенезу весьма сложных многоклеточных сообществ и дифференциации микроспор (Wassenaar, 2012). Сообщества нитчатых цианобактерий формируют пленки, тяжи, многолучевые агрегаты и полигональные сети (Сумина, 2005, 2006; Sumina et al., 2008; Sumina, Sumin, 2011; Сумина, Сумин, 2013).

Адаптивная организация сложных паттернов сообществ прокариотических клеток дала повод писать о «разуме» бактерий (Ben-Jacob, 1998; Ben-Jacob et al., 2004), «интеллекте» бактериального «роя», способного принимать коллективные решения (Ingham et al., 2012). Возникает новая область исследований – социомикробиология (Олескин, Кировская, 2006; Chandler, Greenberg, 2012); становится принятым рассмотрение бактерий как социальных существ, способных к сложной активности их сообществ (Chandler, Greenberg, 2012) и проявлениям «альтруизма» в бактериальных социумах (Strassmann, Queller, 2012).

В эволюции как бактерий, так и эукариот, многократно возникала многоклеточность (Rainei, Kerr, 2012; Strassmann, Queller, 2012), характерная для некоторых современных цианобактерий, в частности, *O. terebriformis*.

Наиболее важные события в ранней эволюции многоклеточных Eukaryota обусловлены эволюционными приобретениями на клеточном уровне и появлением многоклеточности с системой межклеточной коммуникации, клеточных контактов и клеточной дифференциацией. Обычно предполагается, что клеточные органоиды возникли путем эндосимбиоза. Если митохондрии эволюционировали в результате симбиоза протеобактерий и архей, то это объединяет прокариотические домены, Archaea и Eubacteria, с доменом Eukarya (Wassenaar, 2012). Так или иначе, Eukaryota

произошли от Prokaryota (Гусев, Гохлернер, 1980; Маргелис, 1983; Gould, 2002; Wassenaar, 2012; Strassmann, Queller, 2012; Сумина, Сумин, 2013).

Популяции эукариотических одноклеточных организмов, например хламидомонад, способны к самоструктурированию (Albrecht-Buehler, 1990). Классическим примером биологической самоорганизации признана агрегация амёб миксомицета *Dictyostelium* с формированием концентрических или спиральных волн клеток, направляемая механизмом хемотаксиса в ответ на концентрацию хемоаттрактанта, цАМФ (Dormann et al., 2011).

Клетка многоклеточного организма вовлечена в организацию онтогенеза всех уровней. Достаточно распространен взгляд на организм Metazoa как государство клеток, согласно формулировке Р. Вирхова, которое, сохраняя целостность, контролирует самообновление, дифференциацию, апоптоз и поведение своих клеток, способствуя их «альтруизму», выживанию в рамках потребностей организма и подавляя клеточную индивидуальность (Васильев, 1997; Самойлов, Васильев, 2009). Тем не менее, эукариотические клетки сохраняют черты индивидуальных существ, способных к поиску, коллективному поведению и коллективной самоорганизации, о чем свидетельствуют эксперименты с клетками, культивируемыми вне организма. В клеточных культурах различных представителей Metazoa наглядно проявляется поисковое движение клеток (Kirschner, Gerhart, 2005; Васильев, Гельфанд, 2006), контактная ориентация клеток, контактное ингибирование клеточной репродукции и движения (Weiss, 1958; Abercrombie, 1980; Самойлов, Васильев, 2009). Контактное ингибирование движения клеток предотвращает пересечение путей клеточного перемещения; путем контактной ориентации фибробласты и миобласты в однослойной культуре располагаются параллельными рядами (Исаева, 1980, 1994; Isaeva et al., 2008). Таким образом, координированное, социальное поведение клеток Metazoa ведет к формированию упорядоченных морфологических паттернов клеточных ансамблей (Исаева, 2005, 2012; Васильев, Гельфанд, 2006; Isaeva et al., 2008, 2012; Deisboeck, Couzin, 2009).

Социальное поведение нормальных фибробластов проявляется, в частности, в реакции «заживления раны», когда клетки в однослойной культуре перемещаются на освободившуюся поверхность и делятся там, заживляя «рану» клеточного слоя (Самойлов, Васильев, 2009). Опухолевым клеткам свойственно «асоциальное» поведение, которое проявляется в отсутствии контактного ингибирования перемещения клеток (Васильев, 1997). Альбрехт-Бюлер в замечательной статье, озаглавленной “Is cytoplasm intelligent too?” (Albrecht-Buehler, 1985), привлек внимание к способности клетки воспринимать информацию от других клеток, обрабатывать ее и осуществлять целесообразный ответ.

Клетки крови или гемолимфы животных, в частности, гемоциты моллюсков и ракообразных, целоциты иглокожих характеризуются быстротой переходов из одного состояния в другое и потому удобны для исследо-

вания самоорганизации клеток в упорядоченные ансамбли (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008). Эти системы осуществляют *in vivo* клеточные защитные функции тромбообразования, инкапсуляции, фагоцитоза, первичной репарации раны; в условиях *in vitro* реакции фагоцитоза и инкапсуляции проявляются в прикреплении к искусственному твердому субстрату, реакция свертывания – в клеточной агрегации (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

У многоклеточных эукариот возникновение и преобразования симметрии – ключевые события индивидуального развития. В процессе морфогенеза упорядоченных надклеточных ассоциаций представителей Prokaryota и Eukaryota наблюдаются преобразования симметрии с возникновением радиальной, спиральной и трансляционной симметрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В проведенных экспериментах была использована культура нитчатых цианобактерий (из коллекции Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН), выделенная из термальных источников кальдеры вулкана Узон на Камчатке. Основным структурообразующим компонентом этой культуры является *Oscillatoria terebriformis* (Ag.) Elenk. emend. (Сумина, 2006) – нитчатая цианобактерия, имеющая многоклеточные трихомы, состоящие из цилиндрических клеток. Дополнительно использовалась культура цианобактерий *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur. из гиперсоленых водоемов Крыма. В природных местообитаниях формы этого вида также, как осциллятория, имеют многоклеточные трихомы сходного размера, но, в отличие от нее, трихомы окружены толстыми влагалищами, что, однако, не всегда наблюдается в лабораторной культуре (Сумина, 2008).

Для исследования самоорганизации *in vitro* эукариотических клеток представителей Metazoa были использованы миогенные клетки бедренной мышцы 11-дневного куриного эмбриона, культивируемые в искусственной питательной среде с добавлением эмбрионального экстракта и антибиотиков (Исаева, 1979, 1994); целомциты морской звезды *Asterias amurensis* Lütken 1871, в морской воде с добавлением 5 % фетальной коровьей сыворотки и антибиотиков; гемоциты приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* Jay 1857, культивируемые в гомологичной гемолимфе с добавлением антибиотиков (Державин, Исаева, 2000; Исаева, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сообщество цианобактерий в целом не обладает какой-либо определенной симметрией. Трихомы и *O. terebriformis*, и *M. chthonoplastes* проявляют поисковую активность, демонстрируемую веерообразным расхождением нитей на конце тяжа (рис. 1а) и последующим установлением контактов с твердым субстратом или другими тяжами. Прикрепительные тяжи цианобактерии, при образовании которых нити располагаются параллельно друг

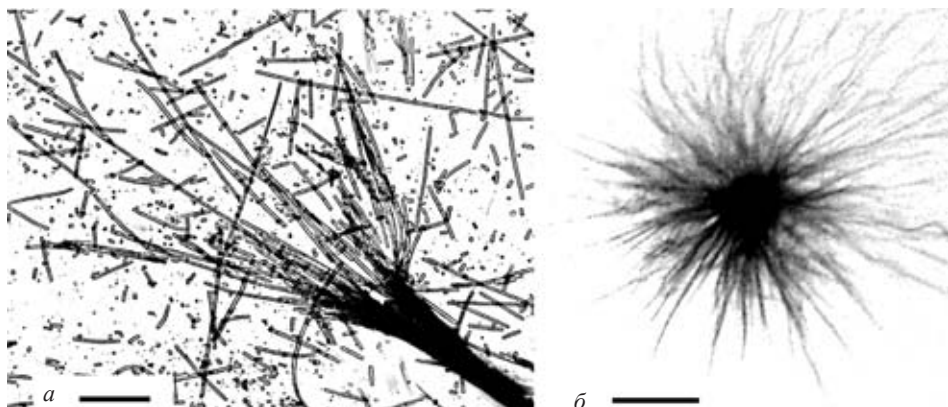


Рис. 1. Проявления поискового поведения, параллельной ориентации и контактного ингибирования движения трихомов *O. terebriformis*: *a* – веерообразное расхождение нитей на конце тяжа (билатеральная симметрия); *б* – многолучевой агрегат (радиальная симметрия). Масштабная линейка: *a* – 0.1 мм; *б* – 1 мм.

другу, обычно обладают осевой симметрией. Достаточно часто встречаемой структурой сообщества *O. terebriformis* являются многолучевые агрегаты с радиальной симметрией (рис. 1б). Свободные концы нитей радиально располагаются по периферии агрегата, в центре которого располагается плотное скопление нитей.

Мигрирующие из небольших агрегатов и проявляющие поисковую активность клетки исследованных представителей Metazoa располагаются радиально. Радиальная симметрия проявляется при миграции клеток из агрегатов миобластов куриного зародыша (рис. 2а) и целомочитов морской звезды *A. amurensis* (рис. 2б). В однослойной культуре миогенных клеток ку-

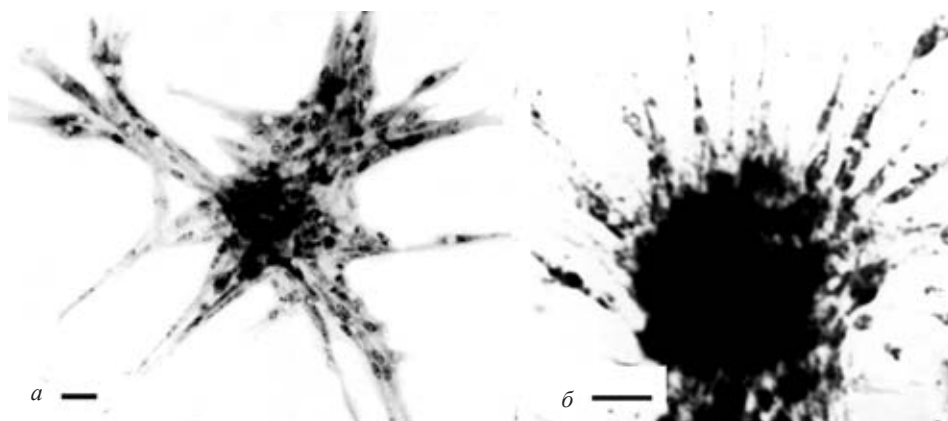


Рис. 2. Проявления поискового поведения, параллельной ориентации и контактного ингибирования движения культивируемых *in vitro* клеток Metazoa: *a* – мигрирующие из клеточного агрегата миобласты куриного зародыша; *б* – миграция целомочитов морской звезды *A. amurensis* (радиальная симметрия). Масштабная линейка: *a*, *б* – 10 мкм.

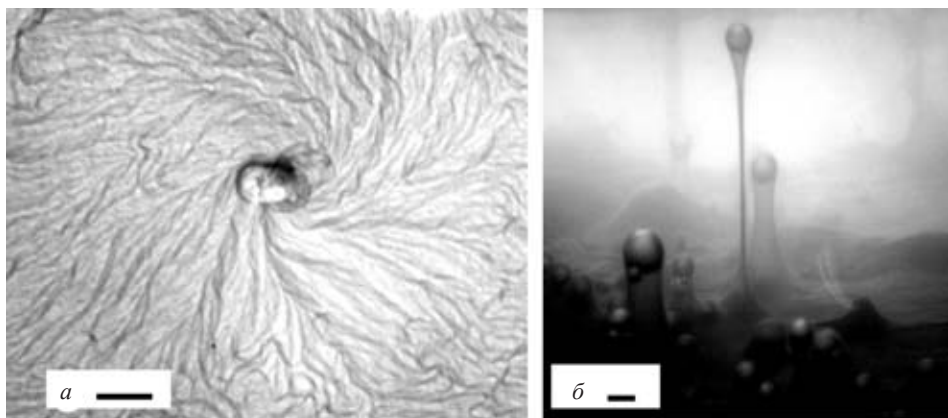


Рис. 3. Структурирование сообщества *M. chthonoplastes*: *a* – спиральная структура с образующимся в ее центре газовым пузырьком; *б* – «гидростаты» с газовыми пузырями (осевая симметрия). Масштабная линейка: *a* – 0.2 мм; *б* – 0.4 мм.

риногo эмбриона удлиненные миобласты самоорганизуются параллельными рядами путем контактной ориентации (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

У нитчатых цианобактерий наблюдается образование структур, функциональная активность которых связана с образованием газовых пузырей. У *M. chthonoplastes* они обладают сферической и спиральной симметрией; спиральная структура с образующимся в ее центре пузырьком, представлена рис. 3а. Трехмерные структуры, включающие газовые пузырьки – гидростаты, обладают осевой симметрией (рис. 3б). Многолучевые агрегаты *O. terebriformis*, обладающие сферической поворотной симметрией, имеют плотное ядро и лучи из нитей, радиально расходящихся в трехмерном пространстве.

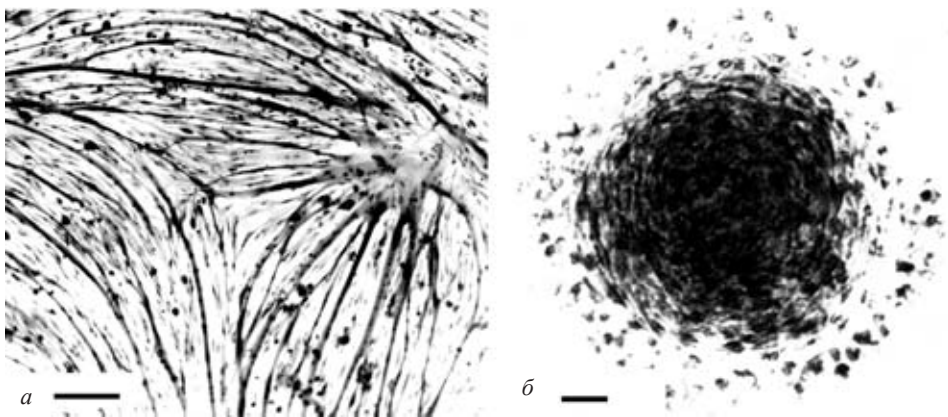


Рис. 4. Структурирование клеточных ансамблей культивируемых *in vitro* клеток Metazoa: *a* – топологическая сингулярность в однослойной миогенной культуре клеток куриного зародыша (билатеральная симметрия); *б* – агрегат гемоцитов моллюска *M. yessoensis* (сферическая симметрия). Масштабная линейка: *a* – 50 мкм; *б* – 20 мкм.

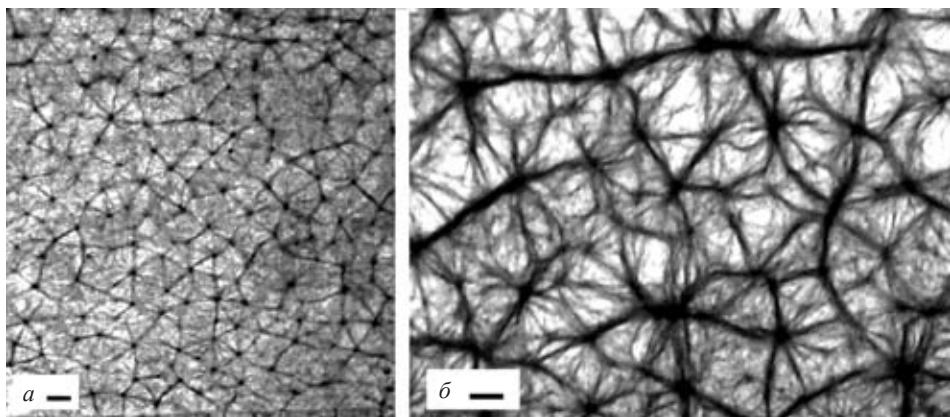


Рис. 5. Трансляционная симметрия полигональных сетей *O. terebriformis* при различном увеличении. Масштабная линейка: *a* – 0.2 мм; *б* – 0.4 мм.

В культурах клеток многоклеточных животных спиральные структуры наблюдаются относительно редко; спиральные паттерны типичны для культур кожных фибробластов (Green, Thomas, 1978).

В миогенной культуре потоки движения параллельно ориентированных миобластов формируют топологические сингулярности (рис. 4а).

Контакт гемолимфы моллюска *M. yessoensis* с внешней средой вызывает немедленную агрегацию гемоцитов как модифицированную *in vitro* защитную реакцию тромбообразования. Агрегаты гемоцитов в течение нескольких часов компактизируются и сокращаются, становясь через 24 часа упорядоченными сферическими телами, подобными телам инкапсуляции, образованные несколькими слоями удлиненных уплощенных клеток. Такие упорядоченные агрегаты гемоцитов обладают сферической симметрией (рис. 4б).

Когда структуры, аналогичные многолучевым агрегатам, образуются в толще пленки *O. terebriformis*, они могут формировать полигональную сеть с трансляционной симметрией (рис. 5а, б). Сначала появляются равномерно распределенные центры, между которыми впоследствии образуются связи.

В однослойных культурах клеток животных мигрирующие из клетки формируют мостики между агрегатами (рис. 6а). Вдоль образованных клетками мостиков происходит миграция других клеток, и такая положительная обратная связь обеспечивает поддержание и усиление возникшего паттерна. Возникает интегрированный ретикулярный паттерн посредством образования клеточных мостиков, соединяющих агрегаты и формирующих полигональную систему с триангуляционным разбиением (рис. 6б). Такой паттерн очень сходен и почти неотличим в культурах клеток различных тканей и животных: миобластов куриного эмбриона, цело-

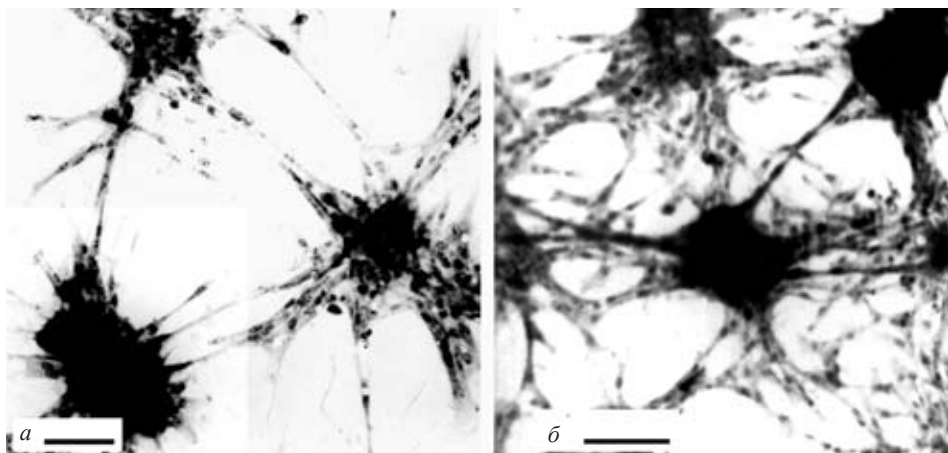


Рис. 6. Формирование полигональных сетей в миогенной культуре клеток куриного зародыша: *а* – образование мостиков между клеточными агрегатами; *б* – интегрированный ретикулярный паттерн с триангуляционным разбиением (трансляционная симметрия). Масштабная линейка: *а*, *б* – 20 мкм.

моцитов морского ежа *Strongylocentrotus nudus* и морской звезды *Asterias amurensis* (Исаева, 1994, 2005; Isaeva et al., 2008).

У *O. terebriformis* наблюдается подобная картина миграции нитей при искусственном разбиении на отдельные агрегаты и при их естественном возникновении: между агрегатами также возникают мостики, задающие направление последующей миграции нитей, что в конечном итоге приводит к образованию полигональной сети.

Таким образом, возникает радиальная, спиральная и трансляционная симметрия сообществ прокариотических нитей и культивируемых вне организма эукариотических клеток.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Бактериальные сообщества играют важнейшую роль в эволюции биосферы (Little et al., 2012). Исследование современных цианобактерий и их роли в глобальном осадконакоплении важно для понимания геологической истории Земли. Современные нитчатые цианобактерии могут формировать пленки, в одних условиях образующие циано-бактериальные маты, а в других условиях – строматолиты. Сложная морфология строматолитов определяется сложностью пространственной организации сообществ цианобактерий, выявляемой при лабораторных исследованиях современных видов (Petroff et al., 2008; Sumina et al., 2008; Sumina, Sumin, 2011). Обнаружены трехмерные сети с триангуляционным и гексагональным разбиением, формируемые современными нитчатыми цианобактериями (Petroff et al., 2008; Shepard, Sumner, 2010), в частности, *O. terebriformis* (Сумина, Сумин, 2013). Формирование таких сетей связано с фотосинтезом и под-

вижностью нитей. *Oscillatoria* и другие нитчатые цианобактерии обладают подвижностью путем скольжения трихомов, а также их вращения и сгибания. Представители семейства *Oscillatoriaceae* способны перемещаться со скоростью до 10 мкм/сек, причем при скольжении трихомы вращаются. Скользящее движение *O. terebriformis* сопровождается лево- или правонаправленным вращением трихома; если терминальные участки трихомов не контактируют с субстратом, свободный конец может колебаться при вращении трихома (Хоулт, Криг, 1997). У нитчатых цианобактерий наблюдали сложные паттерны движения в бактериальных матах и суточные изменения подвижности, объясняемые реакцией на свет и представляющие собой адаптацию для поддержания оптимального для фотосинтеза светового режима (Richardson, Castenholtz, 1987, 1989). Преобразования сообщества *O. terebriformis*, возникающие при суточных изменениях освещенности, в частности, сокращение и расслабление клеточных тяжей и пленки, описаны и в лабораторной культуре (Сумина, 2006; Сумина, Сумин, 2013).

Сообщество *O. terebriformis* способно к адаптивному изменению своего положения и плотности за счет миграции и сокращения сети трихомов (Castenholz, 1968; Сумина, 2006, 2008). Выявлены физические и химические влияния на морфологию ассоциаций цианобактерий (Shepard, Sumner, 2010). Многие сложные морфологические черты зависят от паттернов клеточной подвижности, и лабораторные эксперименты выявляют такую зависимость (Сумина, Сумин, 2013). Механизм скользящего движения Cyanobacteria и других бактерий не установлен и до сих пор представляет собой загадку (Adams, 2001; McBride, 2001; Wassenaar, 2012). Скользящую подвижность объясняют поверхностными волнами при смещении фибрилл клеточной стенки или секрецией слизи; вероятно, единственный механизм не может обеспечить все формы скольжения бактерий (Hoiczuk, 2000; Adams 2001; McBride, 2001; Read et al., 2007).

Ретикулярная геометрия, выявленная в естественных бактериальных пленках и в ископаемых структурах, может быть приписана подвижности нитчатых бактерий (Shepard, Sumner, 2010). Показано, что такая клеточная подвижность, как однонаправленное скольжение, параллельное выстраивание филаментов и столкновение филаментов, существенна для формирования ретикулярных структур (Shepard, Sumner, 2010; Сумина, Сумин, 2013).

Итак, показана прямая связь между поведением нитей и морфологией сообщества. Таким образом, изученные сообщества цианобактерий, как и других бактерий и архей, способны к сложным социальным взаимодействиям, динамичной и обратимой адаптации к изменениям окружающей среды. Способность бактериальных клеток к коммуникации при развитии колоний и адаптивным изменениям морфогенеза сообществ, как полагает Бен Джакоб (Ben-Jacob, 1998; Ben-Jacob et al., 2004), свидетельствует о «разуме» бактерий. Коммуникация бактерий, координирующая поведение и морфо-

генез их сообществ, включает межклеточную химическую сигнализацию, обеспечивающую согласованный бактериальный «кворум», включающий координированную транскрипцию (Chandler, Greenberg, 2012).

Образование структур описываемых цианобактерий происходит в результате перегруппировки нитей, без их специализации (Сумина, Сумин, 2013). Дифференциация клеток – свойство многоклеточных эукариот, и пространственно-временная регуляция генной экспрессии существенна для развития многоклеточных эукариотических организмов. Тем не менее, дифференцировка клеток наблюдается и среди нитчатых цианобактерий, у осцилляториевых довольно слабая, а, например, у стигонемовых – весьма выраженная. Кроме того, получены свидетельства клеточной дифференциации в биопленках *Bacillus subtilis* и дифференциации с образованием микоспор у миксобактерий (Wassenaar, 2012).

Структурирование сообществ нитчатых цианобактерий изученных видов обратимо. Дифференциация же клеток эукариотических организмов ведет к необратимости динамики пространственной организации культивируемых клеток в условиях, способствующих дифференцировке.

Эксперименты с культивируемыми *in vitro* диссоциированными клетками организма *Metazoa* наглядно раскрывают замечательные возможности самоорганизации клеточных сообществ при отсутствии контролирующих влияний организма (Isaeva et al., 2008; Самойлов, Васильев, 2009; Исаева, 2012). Клетки *in vitro* спонтанно образуют ансамбли с координированным социальным поведением клеток и генерацией упорядоченных морфологических паттернов, нередко сходных с интактными структурами *in vivo* (Isaeva et al., 2008; Самойлов, Васильев, 2009; Deisboeck, Couzin, 2009). В однослойной миогенной культуре наблюдаются топологические сингулярности расположения потоков движения клеток. Топологические ограничения планарного морфогенеза в однослойных культурах при формировании биологических двумерных паттернов определяют небольшое число морфологически различных паттернов (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008; Presnov et al., 2010).

Пространственные паттерны в культурах клеток *Metazoa* – результат межклеточных взаимодействий: адгезии, контактной ориентации клетка–клетка и контактного ингибирования клеточного размножения и движения. Путем контактной ориентации клетка–клетка и клетка–субстрат осуществляется трансляция ближнего, локального порядка клеточных взаимодействий в дальний, глобальный порядок клеточного сообщества (Исаева, 2005, 2012; Isaeva et al., 2008). Перемещение эукариотических клеток происходит путем непрерывной перестройки цитоскелета, главным образом, системы актиновых филаментов (Васильев, 2007; Самойлов, Васильев, 2009). Обработка цитохалазином (ингибитором системы фибриллярного актина) предотвращает миграцию клеток, контактную ориентацию

их движения и формирование упорядоченных паттернов культивируемы-ми клетками (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

В бактериальных сообществах *E. coli* найдено контактно-зависимое ингибирование роста (Aoki et al., 2005; Diner et al., 2012), аналогичное контактному ингибированию размножения культивируемых клеток животных. Зависимое от клеточных контактов подавление репродукции клеток Prokaryota и Eukaryota определяет социальное поведение сообществ тех и других клеток, но молекулярные механизмы такого ингибирования различны у про- и эукариотических клеток.

Контактное ингибирование и контактная ориентация клеточного движения найдены в однослойных культурах клеток Metazoa, а также при движении трихомов цианобактерий (Сумина, 2011), но не были обнаружены в трехмерных агрегатах клеток эукариот и, насколько нам известно, в каких-либо сообществах прокариотических клеток, помимо *O. terebriformis* и *M. chthonoplastes*. Фактическое проявление радиальной и сферической симметрии в таких клеточных сообществах, возможно, свидетельствует о более широкой распространенности реакций контактного ингибирования и контактной ориентации движения клеток.

Итак, сообщества клеток и Prokaryota, и Eukaryota, при существенных различиях биологических механизмов клеточной подвижности и межклеточных взаимодействий, способны к проявлениям контактного ингибирования и контактной ориентации клеточного движения, определяющим упорядоченный морфогенез надклеточных ансамблей с возникновением поворотной, спиральной и трансляционной симметрии.

Пространственная и временная вариабельность проявлений симметрии сообществ прокариотических и эукариотических клеток *in vitro* зависит также от физических ограничений: гравитации, возможности прикрепления к субстрату, механического натяжения, у цианобактерий – от освещенности. Поскольку цианобактерии являются фотосинтезирующими организмами, наиболее важными и выраженными морфогенетическими реакциями их сообществ являются реакции на изменение параметров освещенности (Сумина, Сумин, 2013). Структуры, образуемые цианобактериями *O. terebriformis*, в частности, многолучевые агрегаты, обладают механочувствительностью (Сумина, Сумин, 2013).

Отсутствие субстрата для прикрепления клеток определяет физическое ограничение морфогенеза и цитодифференциации некоторых типов эукариотических клеток. Например, для дифференциации миотуб в миогенной культуре необходимо прикрепление к твердому субстрату, создающее возможность механического натяжения (Исаева, 2005; Isaeva et al., 2008). В однослойной культуре наблюдается самоорганизация планарных полей направлений с определенным набором топологических особенностей (Elsdale, 1973; Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008; Presnov et al., 2010).

Неизбежное возникновение топологических сингулярностей планарных клеточных ассоциаций вовлекает преобразования симметрии (Isaeva et al., 2008, 2012). Таким образом, топологические и физические ограничения направляют морфогенез и преобразования симметрии клеточных сообществ.

В процессе эволюции Eukaryota унаследовали и усовершенствовали способность к адаптивному, «разумному» поведению от Prokaryota.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов наблюдений и экспериментов, проведенных на цианобактериях *O. terebriformis* и *M. chthonoplastes* и культивируемых клетках некоторых представителей Metazoa, показал способность исследованных сообществ многоклеточных прокариотических организмов и эукариотических клеток координированному поведению, в частности, контактному ингибированию и контактной ориентации клеточного движения, с формированием упорядоченных морфологических паттернов, обладающих поворотной (радиальной и сферической), спиральной и трансляционной симметрией.

В эволюции постоянно отбиралось поисковое поведение клеток и их способность к адаптивной самоорганизации. В сообществе цианобактерий морфогенетические преобразования, включающие возникновение различных типов симметрии, носят адаптивный характер. Эукариотические клетки так или иначе произошли от прокариотических, наследуя и совершенствуя их способность к межклеточной коммуникации и гибкому адаптивному поведению.

Итак, при существенных различиях биологических механизмов подвижности и межклеточных взаимодействий как одноклеточные и многоклеточные Prokaryota, так и клетки Metazoa (Eukaryota) способны к социальному поведению, ведущему к формированию упорядоченных сообществ сходных типов симметрии.

Авторы благодарны проф. А.В. Чернышеву за информационную помощь при подготовке рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Ю.М. 1997. Социальное поведение нормальных клеток и антисоциальное поведение опухолевых клеток // Соросовский образов. журн. № 5. С. 20–25.
- Васильев Ю.М. 2007. Реорганизация цитоскелета – основа морфогенеза // Онтогенез. Т. 38. № 2. С. 120–125.
- Васильев Ю.М., Гельфанд И.М. 2006. Поисковые миграции клеток в нормальном развитии и в канцерогенезе // Биохимия. Т. 71. № 8. С. 1030–1020.
- Гусев М.В., Гохлернер Г.Б. 1980. Свободный кислород и эволюция клетки. М.: Изд-во МГУ. 223 с.

- Державин Д.К., Исаева В.В.* 2000. Фрактальная самоорганизация агрегирующих in vitro клеток гемолимфы моллюска *Mizuhopecten yessoensis* // Докл. РАН. Т. 373. № 2. С. 254–256.
- Исаева В.В.* 1979. Модуляция фенотипа мышечных клеток куриного зародыша в суспензионной культуре // Онтогенез. Т. 10. № 6. С. 616–621.
- Исаева В.В.* 1980. Контактная ориентация миобластов и мышечных волокон в дифференцирующейся культуре миогенных клеток // Онтогенез. Т. 11. № 2. С. 168–173.
- Исаева В.В.* 1994. Клетки в морфогенезе. М.: Наука. 224 с.
- Исаева В.В.* 2005. Синергетика для биологов. Вводный курс. М.: Наука. 158 с.
- Исаева В.В.* 2012. Самоорганизация в биологических системах // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 144–153.
- Маргелис Л.* 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 351 с.
- Олескин А.В., Кировская Т.А.* 2006. Популяционно-коммуникативное направление в микробиологии // Микробиология. Т. 75. № 4. С. 440–445.
- Самойлов В.И., Васильев Ю.М.* 2009. Механизмы социального поведения тканевых клеток позвоночных: культуральные модели // Журн. общ. биол. Т. 70. С. 239–244.
- Сумина Е. Л.* 2008. Экспериментальное изучение сообщества нитчатых цианобактерий и проблема морфогенеза строматолитов. Автореф. канд. дисс. М.: ПИН РАН. 24 с.
- Сумина Е.Л.* 2005. О формировании уровней организации клеточных организмов (на примере цианобионтов). Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: КМК. С. 95–102.
- Сумина Е.Л.* 2006. Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре // Микробиология. Т. 75. № 4. С. 532–537.
- Сумина Е.Л.* 2011. Морфогенетические движения в культурах прокариот и эукариот // Тез. конф. Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. М.: ПИН РАН. С. 47–48.
- Сумина Е.Л., Сумин Д.Л.* 2013. Морфогенез в сообществе нитчатых цианобактерий // Онтогенез. Т. 44. № 3 (в печати).
- Хоулт Дж., Криг Н.* 1997. Определитель бактерий Берджи. М.: Мир. Т. 1. С. 375–409.
- Abercrombie M.* 1980. The crawling movement of metazoan cells / Proc. roy. soc. London. V. 207. P. 129–147.
- Adams D.G.* 2001. How do cyanobacteria glide // Microbiol. today. V. 28. P. 131–133.
- Albrecht-Buehler G.* 1985. Is cytoplasm intelligent too? / Cell and muscle motility. Ed. J.W. Shay. N.-Y.: Plenum press. V. 6. P. 1–21.
- Albrecht-Buehler G.* 1990. In defense of “non-molecular” cell biology // Int. rev. cytol. V. 120. P. 191–241.
- Aoki S.K., Pamma R., Hernday A.D.* et al. 2005. Contact-dependent inhibition of growth in *Escherichia coli* // Science. V. 309. P. 1245–1248.
- Ben-Jacob E.* 1998. Bacterial wisdom // Physica A. V. 249. P. 553–577.

- Ben-Jacob E., Aharonov Y., Shapira Y.* 2004. Bacteria harnessing complexity // *Biofilms*. V. 1. P. 239–263.
- Ben-Jacob E., Schmueli H., Shochet O., Tenenbaum A.* 1992. Adaptive self-organization during growth of bacterial colonies // *Physica A*. V. 187. P. 378–424.
- Camazine S., Deneubourg J.L., Franks N.R.* et al. 2001. Self-organization in biological systems. Princeton univ. press, Princeton. 538. 560 p.
- Castenholz R.W.* 1968. The behavior of *Oscillatoria terebriformis* in hot springs // *J. phycol.* V. 4. P. 132–139.
- Chandler J.R., Greenberg E.P.* 2012. Sociomicrobiology and quorum sensing – mediated communication / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 213–222.
- Deisboeck T.S., Couzin I.D.* 2009. Collective behavior in cancer cell populations // *BioEssays*. V. 31. P. 190–197.
- Diner E.J., Beck C.M., Webb J.S.* et al. 2012. Identification of a target cell permissive factor required for contact-dependent growth inhibition (CDI) / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 385–408.
- Dormann D., Vasiev B., Weijer C.J.* 2011. The control of chemotactic cell movement during *Dictyostelium* morphogenesis // *Philos. trans. roy. soc. London B*. V. 355. P. 983–991.
- Elsdale T.* 1973. The generation and maintenance of parallel arrays in cultures of diploid fibroblasts / *Biol. fibroblasts*. Eds E. Kulonen, J. Pikkarainen. N.-Y., London: Acad. press. P. 41–58.
- Glass L.* 2005. Multistable spatiotemporal patterns of cardiac activity // *Proc. nat. acad. sci. USA*. V. 102. P. 10409–10410.
- Gould S.J.* 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge, USA, London, England: Belknap press Harvard univ. press. 1392 p.
- Green H., Thomas J.* 1978. Pattern formation by cultured human epidermal cells: development of curved ridges resembling dermatoglyphs // *Science*. V. 200. P. 1385–1388.
- Hoiczky E.* 2000. Gliding motility in cyanobacterial: observations and possible explanations // *Arch. microbiol.* V. 174. P. 11–17.
- Ingham C.J.* 2012. Dispersal of cargo microorganisms by swarming bacteria / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 304–322.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2008. Analysis situs of spatial-temporal architecture in biological morphogenesis / *Progress mathem. biol. res.* Ed. J.T. Kelly. N.-Y.: Nov. sci. publ. P. 141–189.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2012. Topological singularities and symmetry breaking in development // *Biosystems*. V. 109. P. 280–298.
- Johnson B.R., Lam S.K.* 2010. Self-organization, natural selection, and evolution: cellular hardware and genetic software // *Bioscience*. V. 60. P. 879–885.

- Kirschner M.W., Gerhart J.C. 2005. The Plausibility of Life. New Haven and London: Yale univ. press. 314 p.
- Little A.E.F., Robinson C.J., Peterson S.B. et al. 2012. Rules of engagement: Interspecies interactions that regulate microbial communities / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 242–275.
- López D., Vlamakis H., Kolter R. 2010. Biofilms // Cold spring harb perspect biol. V. 2 (7): a000398.
- Mastropaolo M.D., Silby M.W., Nicoll J.S., Levy S.B. 2012. Novel genes involved in *Pseudomonas fluorescens* Pf0-1 motility and biofilm formation // Appl. environ. microbiol. V. 78. P. 4318–4329.
- McBride M.J. 2001. Bacterial gliding motility: Multiple mechanisms for cell movement over surfaces // Ann. rev. microbiol. V. 55. P. 49–75.
- Misteli T. 2001. The concept of self-organization in cellular architecture // J. cell biol. V. 155. P. 181–185.
- Muller F., Brissac T., Le Bris N. et al. 2010. First description of giant *Archaea* (*Thaumarchaeota*) associated with putative bacterial ectosymbionts in a sulfidic marine habitat // Environ. microbiol. V. 12. P. 2371–2383.
- Nedashkovskaya O.I., Kim S.B., Han S.K. et al. 2005. *Winogradskyella thalassocola* gen. nov., sp. nov., *Winogradskyella epiphytica* sp. nov. and *Winogradskyella eximia* sp. nov., marine bacteria of the family Flavobacteriaceae // Intern. j. syst. evol. microbiol. V. 55. P. 49–55.
- Petroff A., Sim M.S., Liang B. et al. 2008. Aggregation phenomena in Cyanobacterial analogues of ancient stromatolites / Geobiology of stromatolites. Eds J. Reitner, N.-V. Quéric, M. Reich. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen. P. 106–107.
- Presnov E., Isaeva V., Kasyanov N. 2010. Topological determination of early morphogenesis in Metazoa // Theory bioscience. V. 129. P. 259–270.
- Rainey P.B., Kerr B. 2012. Cheats as first propagules: A new hypothesis for the evolution of individuality during the transition from single cells to multicellularity / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 409–425.
- Read N., Connell S., Adams D.G. 2007. Nanoscale visualization of a fibrillar array in the cell wall of filamentous Cyanobacteria and its implications for gliding motility // J. bacteriol. V. 189. P. 7361–7366.
- Richardson L.L., Castenholz R.W. 1987. Diel vertical movements of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* in a sulfide-rich hot spring microbial matt // Appl. environ. microbiol. V. 53. P. 2142–2150.
- Richardson L.L., Castenholz R.W. 1989. Chemokinetic motility responses of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* // Appl. environ. microbiol. V. 55. P. 261–263.
- Shepard R.N., Sumner D.Y. 2010. Undirected motility of filamentous cyanobacteria produces reticulate mats // Geobiology. V. 8. P. 179–190.

- Strassmann J.E., Queller D.C.* 2012. Evolution of cooperation and control of cheating in a social microbe / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 509–533.
- Sumina E., Orleansky V.K., Sumin D.* 2008. Are the stromatolites the most ancient skeleton organisms? // Geobiology stromatolites. Eds J. Reitner, N.-V. Quéric, M. Reich. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen. P. 123–124.
- Sumina E.L., Sumin D.L.* 2011. New representations on the nature of stromatolites / Stromatolites: interaction of microbes with sediments. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. Eds V.C. Tewari, J. Seekbach. Springer. V. 18. Pt 5. P. 675–686.
- Wassenaar T.M.* 2012. Bacteria: The benign, the bad, and the beautiful. Hoboken, USA: Wiley-Blackwell. 215 p.
- Weiss P.* 1958. Cell contact // Int. rev. cytol. V. 7. P. 391–423.

**SYMMETRY TRANSFORMATIONS DURING THE MORPHOGENESIS
OF FILAMENTOUS CYANOBACTERIA (PROKARYOTA) COMMUNITIES
AND CULTIVATED CELLS OF SOME METAZOA (EUKARYOTA)**

V.V. Isaeva, E.L. Sumina, D.L. Sumin

Data obtained during observations and experiments performed on filamentous cyanobacteria *Oscillatoria terebriformis* and *Microcoleus chthonoplastes* and cultivated cells of some Metazoa were analyzed. Cyanobacteria communities form mats, composed of many threads, bundles, multiradiate aggregates and polygonal networks. In vitro cultivated miogenic cells of a chicken embryo, mollusk blood cells, starfish coelomocytes and other Metazoa cells show coordinated movement and form ordered ensembles. So, despite the considerable differences between locomotion mechanisms and cell-cell interaction of the pro- and eukaryota, they both are able to demonstrate social behavior and to form ordered communities with emergence of rotational, spiral and translational symmetry.

ВАЖНЕЙШИЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СЛОЕВ И УЧАСТКОВ СПОРОДЕРМЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

С.В. Полева

Рассмотрены морфологические закономерности формирования спородермы на примере пыльцевых зерен различных апертурных типов по опубликованным результатам трансмиссионной электронной микроскопии. Отмечено, что для всех исследованных пыльцевых зерен характерно формирование периплазматического пространства между каллозой и плазмалеммой, в котором начинают формироваться примэкзиновый матрикс и примэкзина. Пока происходит разметка и формирование паттерна эктэкзины, апертурные области остаются почти без изменений. Перед растворением каллозы происходит формирование апертурной пробки и эндэкзины. При растворении каллозы микроспора оказывается окружена толстой оболочкой по всему периметру. При созревании пыльцевого зерна в области апертурной пробки начинает формироваться интина, которая к моменту раскрытия пыльников вытесняет апертурную пробку из проростковых пор – мест выхода пыльцевой трубки. Только при формировании наружного слоя интины некоторых однодольных происходит непосредственное преобразование апертурной пробки в сложно организованную многослойную интину.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие спородермы цветковых растений к настоящему времени уже достаточно хорошо изучено у ряда представителей. Обобщение накопленной информации позволит выработать единый план и язык описания происходящих в развитии оболочки пыльцевого зерна процессов, что даст основание для более плодотворного использования имеющегося массива палинологических признаков для целей систематики и филогении. В настоящей работе рассмотрены опубликованные данные относительно формирования спородермы монадных пыльцевых зерен, без учета особенностей сборной пыльцы (диад, тетрад, полиад, поллиниев, поллинариев и псевдотетрад). Основной упор сделан на формировании типичной спородермы, встречающейся у наибольшего количества изученных видов цветковых растений,

обладающих бороздными, бороздно-оровыми, поровыми, сульфатными и омниапертурными (безапертурными) пыльцевыми зёрнами.

Процесс формирования мужского гаметофита цветковых растений (пыльцевого зёрна) включает следующие этапы: формирование специальной каллозной оболочки материнской клеткой микроспор, мейоз материнской клетки микроспор, формирование тетрады микроспор, растворение каллозной оболочки и высвобождение микроспор из тетрады, вакуолизация микроспоры, резорбция центральной вакуоли, первый митоз микроспоры, второй митоз микроспоры, дегидратация пыльцевого зёрна и образование спермиев, рост пыльцевой трубки (Clement et al., 1998; Ariizumi, Toriyama, 2011; Firon et al., 2012). Формирование спородермы занимает промежуток времени от мейоза и формирования тетрады микроспор до первого митоза и дегидратации пыльцевого зёрна (рис. 1).

Материнские клетки микроспор. При дифференциации тканей пыльника самые внутренние клетки в определенный момент начинают откладывать вокруг себя снаружы от плазмалеммы специальную каллозную оболочку. В результате каждая из материнских клеток микроспор теряет связь с соседними клетками и ошаривается (на срезах – округляется). Под защитой каллозы в материнских клетках микроспор происходит мейоз. При этом микроспорогенез может происходить тем или иным способом (симультанный, сукцессивный, смешанный), в результате формируется тетрада микроспор (тетраэдрическая, квадратная, линейная, Т-образная или иного типа). Все это время каллозная оболочка продолжает откладываться, часто можно различить по электронной плотности каллозу материнской клетки микроспор и каллозу собственно микроспоры (Keunen, Osborn, 1999; Zolala, Polevova, 2009).

Тетрадный период (рис. 1, табл. 1). После того, как каждая микроспора отложит вокруг себя слой каллозы, между ней и плазмалеммой становится заметным периплазматическое пространство. Сначала оно узкое и электронно-прозрачное, гораздо светлее, чем даже электронно-прозрачная каллоза. Затем в нем начинают выявляться неоднородности: электронно-плотные гранулы примэкзины и слоистый и/или пятнистый матрикс примэкзины, в который эти гранулы погружены (Takahashi, Kouchi, 1988; Takahashi, 1989б). Гранулы отличаются по размерам, форме и расстоянию между соседними элементами, что соответствует расстановке протостолбиков в формирующейся экзине.

У изученных растений с подводным опылением и следовательно, редуцированной экзиной, на стадии ранней тетрады останавливается развитие примэкзины. В дальнейшем матрикс примэкзины по всей поверхности микроспоры немного утолщается и преобразуется в интину, спородерма не содержит спорополления. Все пыльцевое зерно надо считать омниапертурным, лишенным экзины (Osborn et al., 2001).

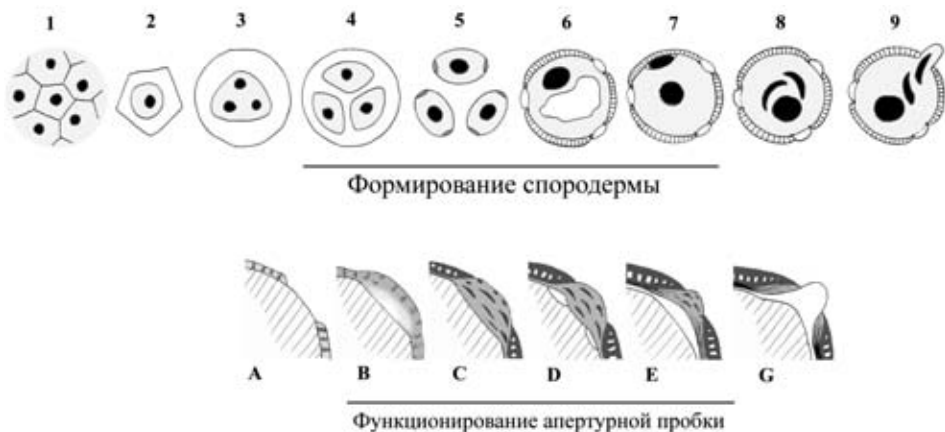
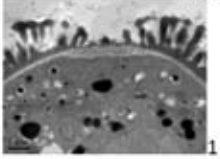
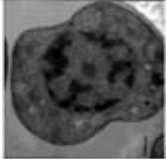
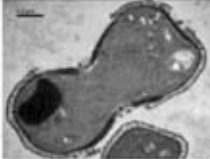
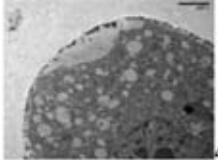

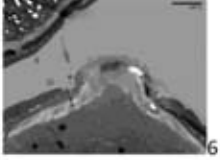



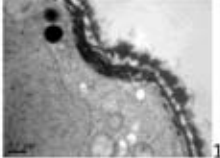
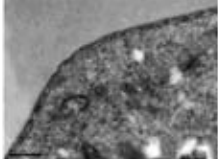
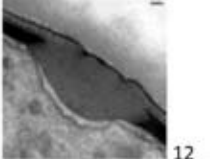
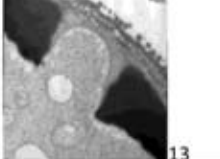


Рис. 1. Схема периодизации формирования и функционирования мужского гаметофита цветковых растений и формирования спородермы и бороздно-оровой апертюры: стадия 1 – материнские клетки микроспор (МКМ); 2 – стадия начала отложения каллозной оболочки и ошаривания (округления и потери связей между соседними МКМ) материнской клетки микроспор; 3 – стадия мейоза; 4 – стадия тетрады микроспор, окруженных каллозной оболочкой; 5 – растворение каллозы, распад тетрады микроспор (посттетрадная стадия); 6 – стадия вакуолизации, формирования центральной вакуоли (тонопласта) и ее резорганизация; 7 – стадия первого митоза, превращение микроспоры в молодой мужской гаметофит – пыльцевое зерно, в этом состоянии двухъядерного пыльцевого зерна происходит высвобождение п.з. из полости пыльника у некоторых видов; 8 – стадия второго митоза, трехклеточное пыльцевое зерно; 9 – стадия прорастания пыльцевой трубки; стадии с 4 по 8 включают в себя процесс формирования спородермы. Формирование примэкзины и разметка мест будущих апертюр приходится на стадию ранней тетрады (А). Заложение апертюрной пробки происходит в матриксе примэкзины на стадии средней тетрады (В). Формирование апертюрной пробки и заложение эндэкзины в виде ламелл с белыми линиями происходит в процессе растворения каллозы, на стадии поздней тетрады и ранней посттетрады (С). Заложение интины происходит на стадии средней посттетрады, когда происходит первый митоз, закладывается первая межклеточная стенка (D). Разрастание интины по всей поверхности пыльцевого зерна и утолщение интины под апертюрами (Е) может быть растянутым во времени процессом. Прорыв интиной апертюрной пробки в проростковой поре и формирование бороздно-оровой апертюры (G) характерно только для этого апертюрного типа. На стадиях с 4 по 7 и с В до Е апертюрная пробка активно работает и хорошо выявляется морфологически. Обозначения: 1-9 – черный цвет – ядра, светло-серый – протопласты клеток, белый – каллоза и вакуоль; А-Г – темно-серый – эндэкзина, серый – примэкзина, светло-серый – протопласт клетки, белый – интина.

Во многих работах отмечается, что в области будущей апертюры, периплазматическое пространство заметно тоньше или вовсе не различимо, в отличие от внеапертюрных областях. Тонкое периплазматическое пространство с элементами примэкзины выявляется в области апертюры обычно у пыльцевых зерен с апертюрой, занимающей почти всю поверхность дистальной полусферы (Owens, Dickinson, 1983; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010a). Протостолбики в апертюрах не закладываются. Если заложение протостолбиков происходит по всей поверхности пыльцевого зерна, то эк-

Таблица 1. Апертурные пробки и апертуры некоторых видов растений по данным ТЭМ.

вид	Заложение апертуры	Апертурная пробка	Почти зрелая апертура
<i>Alliaria petiolata</i> (M. BIEB.) CAVARA, GRANDE			 1
<i>Myosotis palustris</i> (L.) Nath.	 2	 3	
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	 4	 5	 6
<i>Pratia begoniifolia</i> (Wall.) Lindl.	 7	 8	
<i>Quercus robur</i> L.		 9	 10
<i>Symphytum officinale</i> L.	 11	 12	 13

Длина масштабного отрезка на фотографиях 1, 4, 8 – 1 мкм; на фотографиях 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 13 – 0.5 мкм; на фотографии 6 – 2 мкм; на фотографии 12 – 0.2 мкм.

зоапертуры не формируются, что однако не мешает развитию внутренних эндоапертур и в дальнейшем – криптоапертур (Zavada, Anderson, 1997).

Следующим важным этапом в развитии спородермы является появление ламелл с белой линией. Они появляются как участки уплотненной плазмалеммы с ярким белым промежутком между темными и слегка утолщенными слоями (Габараева, 1987; Габараева, 1997) и знаменуют

собой середину тетрадного периода и начало формирования эндэксины. На этот период приходится и формирование апертуры. Иногда сначала вокруг области будущей апертуры заметно отхождение плазмалеммы внутрь – складка на месте апертуры (Horner, Pearson, 1978; Габараева 1987; Габараева, 1997; Мейер-Меликян и др., 2004; Gabaraeva et al., 2012a) или расширение светлого периплазматического пространства в линзовидное тело (Takahashi, Kouchi, 1988; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010б). Формируется широкая полость, где элементы примэксины не достигают спородермы, и только затем здесь появляются ламеллы с белыми линиями (Gabaraeva et al., 2009a, б). У некоторых объектов отмечается приуроченность первых ламелл с белыми линиями к периферии апертурной области (Horner, Pearson, 1978; Takahashi, 1987; Kreunen, Osborn, 1999; Мейер-Меликян и др., 2004). У других таксонов выявлено формирование ламелл с белыми линиями по всей поверхности микроспоры (Hess, Frosch, 1994; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010a), или только вне апертур (Taylor, Osborn, 2006).

На стадии поздней тетрады, перед растворением каллозы все процессы разметки и формирования каркаса паттерна эктэксины завершаются. Покров, столбики, подстилающий слой и надпокровные образования имеются, и в дальнейшем происходит только их экстенсивный рост за счет спорополенина, поступающего из полости пыльника после растворения каллозы. Наиболее важные события формообразования спородермы приурочены к внутренним слоям оболочки.

Чтобы не оставить плазмалемму оголенной при растворении каллозы, к этому стрессовому для молодой микроспоры моменту ламеллы с белыми линиями подстилают всю эктэксину и особенно мощно разрастаются в области апертуры. Все пространство, свободное от эктэксины, занимает линзовидное на срезах тело (апертурная пробка). Причем даже при отсутствии свободных промежутков в эктэксине (апертур) линзовидное тело формируется и эндоапертура развивается в местах, соответствующих апертурному типу криптоапертурного пыльцевого зерна (Zavada, Anderson, 1997). Апертурная пробка имеет различную консистенцию и размеры у разных представителей, в соответствии с апертурным типом. Обычно она светлая с большим количеством электронно-плотных ламелл с белыми линиями (Horner, Pearson, 1978; Takahashi, 1989a; Rowley et al., 1999; El-Gazaly et al., 2001; Saad-Limam et al., 2002; Rowley, Skvarla, 2004; Rowley, Skvarla, 2004; Мейер-Меликян и др., 2004, Gabaraeva et al., 2012б). По краям апертур ламеллы уплотняются в электронно-плотный слой будущей эндэксины. На поверхности апертурной пробки могут располагаться элементы эксины, которые соответствуют гранулам, шипам, оперкулумам или другим спорополенин-содержащим образованиям на мембране апертур. Апертурная пробка может слагаться однородным веществом средней электронной плотности (Takahashi, Kouchi, 1988; Takahashi, 1989; Jimenez et al., 1996; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010б).

Посттетрадный период (рис. 1, табл. 1). При растворении каллозы и освобождении молодых микроспор из тетрады оболочка микроспор достаточно прочна по всей поверхности микроспоры и в области формирующейся апертуры она часто заметно толще за счет апертурной пробки. Начало посттетрадного периода характеризуется усиленным ростом микроспоры и ее оболочки (Figon et al., 2012). Эктэксина быстро утолщается, усиленно накапливает спорополленин, приобретая все характерные особенности зрелой эктэксина. Эндэксина во внеапертурных участках также принимает вид, характерный для зрелой спородермы: уплотняется, если она богато представлена в зрелой спородерме, или светлеет, если в зрелой спородерме она тонкая или отсутствует.

Следующий этап структурной перестройки спородермы происходит в апертурах: по периферии апертурной пробки плазмалемма снова отходит вглубь. Во время первого митоза и формирования из микроспоры мужского гаметофита – пыльцевого зерна, начинает формироваться интина (Polowick, Sawney, 1992; Romero, Fernandez, 2000; Мейер-Меликян и др., 2004; Taylor, Osborn, 2006; Матвеева и др., 2012). Слой электронно-прозрачной интины быстро утолщается под апертурой и распространяется по периметру всего пыльцевого зерна. Окончательное созревание пыльцевого зерна маркируется в строении спородермы вторым критическим моментом – прорывом утолщающейся интиной апертурной пробки в местах для выхода пыльцевой трубки (в простых апертурах или в проростковых порах – местах пересечения экто- и эндоапертуры) (Rowley, Skvarla, 2007). При этом окончательно формируется форма и размеры эндоапертуры (El-Gazaly et al., 2001; Мейер-Меликян и др., 2004; Матвеева и др., 2012), если она имеется. Утолщение интины в настоящих апертурах на этом этапе позволяет отличить их от псевдоапертур у гетероапертурных пыльцевых зерен (Волкова и др., 2012), где эндэксина уплотняется, но остается толстой, а интина остается тонкой. У многих зрелых пыльцевых зерен эндэксина сохраняется только в области апертуры (Weber, Ulrich, 2010). Строительство дна апертуры значительно отличается от описанного сценария у пыльцевых зерен с крупным сулькусом и многослойной интиной. У них в процессе растворения каллозы слой с ламеллами с белыми линиями значительно утолщается по всему периметру микроспоры. Затем он дифференцируется на наружную часть с остатками ламелл с белыми линиями и электронно-прозрачную внутреннюю часть. Наружная часть уплотняется и трансформируется в эндэксину; внутренняя утолщается, остается электронно-прозрачной и формирует интину, часто многослойную и сложно организованную, как например у *Ledebouria* (Hess, 1993; Hess, Frosch, 1994). В апертурной области, т. е. практически по всей дистальной полусфере, интина очень сильно утолщается за счет интенсивного, в виде пробуривания, экзцитоза пазух с электронно-прозрачным содержимым.

В дальнейшем остатки этих трубкообразных элементов не исчезают, а маркируют толстую экзинтину (наружную интину) с характерными радиальными каналами как у *Chamaedorea* и *Ledebouria* (Hess, 1993; Hess, Frosch, 1994; Gabarayeva, Grigorjeva, 2010). На основе такого типа построения спородермы легко формируются безапертурные пыльцевые зерна, когда редко расставленные по всей поверхности элементы экзины маскируют сулькус, хорошо заметный по наличию канальчатой экзинтины на дистальном полюсе, например у *Trillium* и *Heliconia* (Stone, 1979; Takahashi, 1987).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе образования микроспоры из материнской клетки и дальнейшего ее преобразования в пыльцевое зерно клеточная стенка выполняет важнейшие функции (наружного скелета и проведения веществ), непрерывно изменяя свое строение и химизм. Мейоз происходит под защитой каллозы. Начальные этапы формирования микроспоры проходят под покровом плазмалеммы и каллозы, затем к ним добавляется примэкзина. В процессе растворения каллозы оболочка микроспоры представлена хорошо сформированной эктэкзиной и апертурной пробкой, которую формируют элементы эндэкзины (матрикс и ламеллы с белыми линиями). При первом митозе к ним добавляется интина. В процессе быстрого роста объема молодого пыльцевого зерна, его вакуолизации и дегидратации происходят структурные изменения уже отложившихся слоев в спородерме: утолщение элементов эктэкзины и особенно надпокровных скульптурных элементов за счет осаждения спорополленина тапетального происхождения из полости пыльника, уплотнение ламелл с белыми линиями в гомогенную эндэкзину, непрерывную или прерывистую, вытеснение ламелл эндэкзины интиной по всему периметру пыльцевого зерна, в апертуре или только в проростковой поре.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Н.И. Габаревой, В.В. Григорьевой, Н.П. Матвеевой, О.В. Волковой и Х. Золала за возможность поработать с разнообразным материалом. Дискуссии с М.В. Теклевой и Н.Е. Завьяловой особенно помогли написанию работы.

Работа поддержана грантами РФФИ, №№ 12-04-01740-а и 11-04-00462-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова О.А., Северова Е.Э., Полевова С.В. 2012. Развитие спородермы пыльцевых зерен *Lythrum salicaria* (Lythraceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 117. № 5. Р. 57–63.
- Габарева Н.И. 1997. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса Magnoliidae. Дисс. д-ра биол. н. СПб. 467 с.
- Габарева Н.И. 1987. Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) // Бот. журн. Т. 72. № 10. С. 1310–1317.

- Матвеева Н.П., Полевова С.В., Смирнова А.В., Ермаков И.П. 2012. Накопление спорополленина в оболочке микроспоры *Nicotiana tabacum* L. в процессе её развития // Цитология. Т. 54. № 2. С. 176–184.
- Мейер-Меликян Н.Р., Бовина И.Ю., Косенко Я.В. и др. 2004. Атлас пыльцевых зерен астровых Asteraceae. М.: КМК. 240 с.
- Ariizumi T., Toriyama K. 2011. Genetic regulation of sporopollenin synthesis and pollen development // Ann. rev. plant. biol. V. 62. P. 1–24.
- Firon N., Nepi M., Pacini E. 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning // Ann. bot. V. 109. P. 1201–1213.
- Clement C., Laporte P., Andran J.C. 1998. The loculus content and tapetum during pollen development in *Lilium* // Sex. plant. rep. V. 11. P. 11–94.
- El-Gazaly G., Huysmans S., Smets E.F. 2001. Pollen development of *Rondeletia odorata* (Rubiaceae) // Amer. j. bot. V. 88. № 1. P. 14–30.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Polevova S. 2011. Exine and tapetum development in *Symphytum officinale* (Boraginaceae). Exine substructure and its interpretation // Plant. syst. evol. V. 296. P. 101–120.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R. 2009a. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). 1. Tetrad period: Further evidence for the participation of self-assembly processes // Rev. palaeob. palyn. V. 156. P. 211–232.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Rowley J.R., Hemsley A.R. 2009b. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). 2. Post-tetrad period: Further evidence for the participation of self-assembly processes // Rev. palaeob. palyn. V. 156. P. 233–247.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. 2010a. Sporoderm ontogeny in *Chamaedorea microspandix* (Arecaceae): self-assembly as the underlying cause of development // Grana. V. 49. P. 91–114.
- Gabaraeva N.I., Grigorjeva V.V. 2010b. Sporoderm development in *Acer tataricum* (Aceraceae): an interpretation // Protoplasma. V. 247. P. 65–81.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Kosenko Y. 2012a. 1. Primexine development in *Passiflora racemosa* Brot.: overlooked aspects of development // Plant. syst. evol. DOI 10.1007/s00606-013-0757-2 Print ISSN 0378-2697 Online ISSN 1615–6110.
- Gabaraeva N., Grigorjeva V., Kosenko Y. 2012b. 2. Exine development in *Passiflora racemosa* Brot.: overlooked aspects of development // Plant. syst. evol. DOI 10.1007/s00606-013-0756-3 Print ISSN 0378-2697 Online ISSN 1615–6110
- Hess M.W. 1993. Cell-wall development in freeze-fixed pollen: intine formation of *Ledebouria socialis* (Hyacinthaceae) // Planta. V. 189. P. 139–149.
- Hess M.W., Frosch A. 1994. Subunits of forming pollen exine and Ubish bodies as seen in freeze substituted *Ledebouria socialis* (Hyacinthaceae) // Protoplasma. V. 182. P. 10–14.
- Horner H.T., Pearson C.B. 1978. Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* (Compositae: Heliantheae) // Amer. j. bot. V. 65. № 3. P. 293–309.
- Jimenez J.U., Fernandez P.H., Schlag M.G., Hesse M. 1996. Pollen and tapetum development in male fertile *Rosmarinus officinalis* L. (Lamiaceae) // Grana. V. 34. P. 305–316.

- Kreunen S.S., Osborn J.M.* 1999. Pollen and anther development in *Nelumbo* (Nelumbaceae) // *Am. j. bot.* V. 86. № 12. P. 1662–1676.
- Firon N., Nepi M., Pacini E.* 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning // *Ann. bot.* V. 109. № 7. P. 1–13.
- Osborn J.M., El-Ghazaly G., Cooper R.L.* 2001. Development of exineless pollen wall in *Callitriche truncata* (Callitrichaceae) and the evolution of underwater pollination // *Plant. syst. evol.* V. 228. P. 81–87.
- Owens S.J., Dickinson H.G.* 1983. Pollen wall development in *Gibasis* (Commelinaceae) // *Ann. bot.* V. 51. № 1. P. 1–15.
- Polowick P.L., Sawney V.K.* 1992. An ultrastructural study of pollen development in tomato (*Lycopersicon esculentum*). 1. Tetrad to early binucleate microspore stage // *Can. j. bot.* V. 71. P. 1039–1047.
- Romero A.T., Fernandez M.C.* 2000. Development of exine and apertures in *Fumaria densiflora* DC. from the tetrad stage to maturity / Eds M.M. Harley, C.M. Morton, S. Blackmore. Pollen and spores: morphology and biology. Roy. bot. gardens, Kew. P. 45–56.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.* 2004. Pollen development in *Epilobium* (Onagraceae): early microspore stages // *Rev. palaeob. pal.* V. 132. P. 237–260.
- Rowley J.R., Skvarla J.J.* 2007. Pollen development in *Epilobium* (Onagraceae): From microspore mitosis to formation of the intine // *Grana.* V. 46. P. 130–139.
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Gabaraeva N.I.* 1999. Exine development in *Borago* (Boraginaceae) 2. Free microspore stages // *Taiwania.* V. 44. № 2. P. 212–229.
- Saad-Limam S.B., Nabli M.A., Rowley J.R.* 2002. Exine ontogeny in *Borago officinalis* pollen // *Grana.* V. 41. P. 216–226.
- Stone D.E., Sellers S.C., Kress W.J.* 1979. Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative // *Ann. miss. bot. gard.* V. 66. P. 701–730.
- Takahashi M.* 1987. Development of omniaperturate pollen in *Trillium kamschaticum* (Liliaceae) // *Amer. j. bot.* V. 74. № 12. P. 1842–1852.
- Takahashi M.* 1989a. Development of the echinate pollen wall in *Farfugium japonicum* // *Bot. mag. Tokyo.* V. 102. P. 219–234.
- Takahashi M.* 1989b. **Pattern determination of the exine in *Caesalpinia japonica* (Leguminosae: Caesalpinioideae)** // *Amer. j. bot.* V. 76. № 11. P. 1615–1626.
- Takahashi M., Kouchi J.* 1988. Ontogenetic development of spinous exine in *Hibiscus syriacus* (Malvaceae) // *Amer. j. bot.* V. 75. № 10. P. 1549–1558.
- Taylor M.L., Osborn J.M.* 2006. Pollen ontogeny in *Brasenia* (Cabombaceae, Nymphaeales) // *Amer. j. bot.* V. 93. № 3. P. 344–356.
- Weber M., Ulrich S.* 2010. The endexine: a frequently overlooked pollen wall layer and a simple method for detection // *Grana.* V. 49. P. 83–90.
- Zavada M.S., Anderson G.J.* 1997. The wall and aperture development of pollen from dioecious *Solanum appendiculatum*: What is inaperturate pollen? // *Grana.* V. 36. P. 129–134.

IMPORTANT STAGES OF FORMATION OF DIFFERENT LAYERS AND SPORODERM AREAS IN ANGIOSPERMS

S.V. Polevova

Morphological regularities of sporoderm are considered on an example of pollen grains of different types of aperture on the published results of transmission electron microscopy. It is noted that all the studied pollen grains is characterized by the formation of the periplasmic space between the plasma membrane and callose, in which primexine matrix and primexine begin to form. Aperture areas remain almost unchanged during marking and formation of ectexine. The formation of an aperture bung and endexine occurs before dissolving callose. Microspore is surrounded by a thick membrane around the perimeter during the dissolution of callose. Intine begins to form in the aperture during the pollen grain maturation. Intine displaces the aperture bung from seedling pores (pollen tube exit site) at the time of opening the anthers. The direct conversion of the aperture bung in the hard-organized multilayer intine occurs only during the formation of the outer layer of intine of some monocots.