

*Морфогенез:
устойчивость и вариабельность*



Светлой памяти Ольги Михайловны Ивановой-Казас



О.М. Иванова-Казас
28.12.1913–17.01.2015

Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»

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

МОРФОГЕНЕЗ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ: УСТОЙЧИВОСТЬ И ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ

Москва
ПИН РАН
2015

ISBN 978-5-903825-36-3

УДК 562/569

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность.

Отв. ред. С.В. Рожнов. Серия «Гео-биологические процессы в прошлом». Москва, ПИН РАН, 2015. 322 с.

(112 ил., 12 текст. табл., 2 фототабл.).

<http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>

ISBN 978-5-903825-36-3

Редакционный совет серии:

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

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

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

чл.-корр. РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, Москва)

д.б.н. Озернюк Н.Д. (ИБР РАН, Москва)

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

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

чл.-корр. РАН С.В. Рожнов (ПИН РАН, Москва)

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-36-3

© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2015

© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие</i>	6
<i>О.М. Иванова-Казас.</i> Молекулы, морфология и филогения	8
<i>В.В. Исаева.</i> Эволюционные приобретения и потери	13
<i>И.С. Барсков.</i> О некоторых особенностях исторического морфогенеза	28
<i>В.Г. Черданцев, О.В. Григорьева.</i> Стабилизация развития без участия стабилизирующего отбора	38
<i>Ю.Л. Войтеховский.</i> Гомологические ряды икосаэдрических вирусов и фуллеренов	62
<i>А.А. Нотов.</i> Псевдоциклические преобразования в эволюции модульных организмов и проблема целостности биосистем	70
<i>Г.А. Савостьянов.</i> Количественная характеристика пространства логических возможностей многоклеточности и его деление на пластичную, адаптивную и ригидную зоны	88
<i>М.С. Афанасьева, Э.О. Амон.</i> Девиации в индивидуальном развитии радиолярий	106
<i>Ю.Л. Войтеховский, Д.Г. Степенищikov.</i> Трансформации фуллеренов как аналоги микроэволюций скелетов радиолярий	127
<i>Г.А. Афанасьева.</i> Проблема сходства в морфологической эволюции брахиопод	134
<i>Л.А. Вискова.</i> Онтогенез, астогенез и эволюция морских постпалеозойских мшанок отряда Tubuliporida	146
<i>Т.Б. Леонова.</i> Норма и вариации в онтогенезе позднепалеозойских аммоноидей семейства Marathontidae	161
<i>А.Н. Соловьев.</i> Конвергенция и параллелизмы в эволюции морских ежей	173
<i>С.В. Рожнов.</i> Пищесборные выросты пельматозойных иглокожих: морфогенетические возможности и ограничения	190
<i>А.В. Смирнов.</i> Параллелизмы в эволюции класса голотурий (Echinodermata: Holothuroidea)	215
<i>Н.В. Сенников.</i> Морфология экзоскелета и мягких тканей кембрийских представителей рабдоплеурид	237
<i>Ю.И. Василегина, С.В. Кремнёв.</i> Влияние растяжений эмбриональных тканей на формирование осевых структур в раннем развитии <i>Xenopus Laevis</i>	256
<i>Г.О. Черепанов.</i> Костный панцирь черепах: природа устойчивости и изменчивости	262
<i>Е.П. Калабушева, Е.А. Воротеляк.</i> Регенерация волосяного фолликула <i>in vitro</i>	278
<i>В.В. Галицкий.</i> Морфологические разрывы траектории эволюции ели по фрактальному параметру	293
<i>С.С. Лазарев.</i> Эпигенез как телеологическая (иррациональная) основа биологической эволюции: причина «сверху вниз»	309

ПРЕДИСЛОВИЕ

В сборнике представлены статьи, написанные по материалам докладов, сделанных на конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность», проходившей в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН с 21 по 23 апреля 2015 года. Это 4-я из цикла организованных совместно ПИН РАН и ИБР РАН конференций, посвященных проблемам морфогенеза в индивидуальном и историческом развитии. Основная цель этой, как и предыдущих конференций – обмен между биологами развития и палеонтологами результатами и идеями, касающимися закономерностей и эволюции морфогенетических процессов.

Конференция 2015 года была посвящена проблеме устойчивости и вариабельности морфогенеза, являющейся одной из ключевых как для биологии развития, так и для палеонтологии. На результатах ее исследования основаны многие построения эволюционной теории. Влияние внешней среды и ее глобальных изменений на протекание, устойчивость и изменение морфогенетических процессов является важным полем совместного изучения палеонтологии и эволюционной биологии развития. На понятии устойчивости и неустойчивости была основана теория самоорганизации и разработана теория эпигенетических ландшафтов К. Уоддингтона. Изучение устойчивости и вариабельности, нормы и вариации в онтогенезе и их взаимосвязи с эволюционными процессами остаются актуальными проблемами эволюционной теории и в настоящее время. Можно ли объяснить устойчивость развития только точностью отдельных структурных деталей развивающейся системы, или наоборот, она объясняется устойчивостью «контуров их взаимодействий», допускающих значительные степени свободы динамических компонентов системы – коренной вопрос изучения развивающегося в онтогенезе или филогенезе организма. Ответ на этот вопрос может лежать в основе проблемы сочетания ограниченности разнообразия морфогенезов с бесконечным разнообразием конечных морфологических форм. Изучение этой проблемы, в свою очередь, дает возможность понять морфогенетическую основу конвергенции и параллелизма, столь широко распространенных в эволюции органического мира.

Сходство и различие организмов может проявляться не только в морфологических признаках, но и в молекулярных особенностях. Морфологический параллелизм широко распространен в эволюции многих таксонов. На молекулярном уровне это явление изучено гораздо меньше, но его изучение крайне важно для разрешения многих противоречий между морфологической и молекулярной систематикой. Как соотносится параллелизм и конвергенция на морфологическом и молекулярном уровнях? Ответ на этот вопрос был и остается весьма актуальным для эволюционной биологии и систематики.

Интересные соображения по этим проблемам содержатся в небольшой статье «Молекулы, морфология и филогения», присланной на конференцию старейший эмбриологом России, профессором Ольгой Михайловной Ивановой-Казас, проработавшей много лет на кафедре эмбриологии Ленинградского государственного университета. Она была ученицей известных зоологов профессора В.А. Догеля и доцента А.П. Римского-Корсакова, крупнейшего гистолога академика А.А. Заварзина. Судьба соединила ее Артемием Васильевичем Ивановым, крупнейшим зоологом, академиком. Ее работы оказали очень большое влияние на российских эмбриологов и сравнительных морфологов беспозвоночных животных благодаря тщательности и широте многих ее работ и, прежде всего, фундаментальному труду «Сравнительная анатомия беспозвоночных животных», шесть томов которого выходили в свет с 1975 по 1981 гг. Эти книги стали настольными для эмбриологов и зоологов, изучающих беспозвоночных животных. Несмотря на свой почтенный возраст, Ольга Михайловна активно работала и следила за последними достижениями биологии. Свои тезисы к конференции она посвятила животрепещущему вопросу современной эволюционной морфологии – противоречию между эволюционной морфологией и молекулярной биологией. Она считала очень важным тезис, согласно которому «развитие морфо-физиологических признаков осуществляется с помощью процессов, протекающих на молекулярном уровне», но показала на ряде примеров, что пренебрежительное отношение к данным эволюционной морфологии нередко приводит к крупным ошибкам. К нашему глубокому сожалению, Ольга Михайловна не дожидая открытия конференции и ушла от нас 17 января 2015 г. на 102-м году жизни. Мы публикуем присланные ею материалы к докладу и посвящаем сборник ее светлой памяти.

С.В. Рожнов

УДК 575.86

МОЛЕКУЛЫ, МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

О.М. Иванова-Казас

Санкт-Петербургский государственный университет

В настоящее время в биологии возникла сложная, почти конфликтная ситуация – существуют два научных направления, которые подчас совершенно по-разному решают некоторые филогенетические проблемы. Это эволюционная морфология и молекулярная биология. Выяснение причин этих противоречий и их устранение уже стали насущной необходимостью.

Я принадлежу к лагерю морфологов и плохо разбираюсь в молекулярной биологии, но я с глубоким уважением отношусь к этой дисциплине и особенно важным считаю тезис, согласно которому развитие морфофизиологических признаков осуществляется с помощью процессов, протекающих на молекулярном уровне. Поэтому каждый морфологический признак является, в сущности, вещественным доказательством того, что в процессе онтогенеза происходили определенные молекулярные реакции, хотя они не всегда бывают нам неизвестны. Очень важно также, что естественный отбор «работает» непосредственно и морфологическими признаками, определяя какие из них нужно сохранить, а от каких стоит избавиться, и тем определяет направление эволюции. А молекулярные признаки он «оценивает» в зависимости от того, развитие каких морфологических признаков они обеспечивают. Поэтому я считаю нужным подчеркнуть, что пренебрежительное отношение к данным эволюционной морфологии сужает кругозор исследователей и часто приводят к крупным ошибкам. Рассмотрим несколько конкретных примеров.

1. Как известно, главным органом ЦНС у хордовых является спинная нервная трубка, а у аннелид брюшная нервная цепочка. Но недавно было обнаружено, что экспрессия генов, имеющих отношение к развитию нервной системы, происходит у лягушки ближе к спинной стороне тела, а у дрозофилы ближе к брюшной стороне. Сходным образом расположе-

ны и места синтеза белков, участвующих в формировании ЦНС. Это в порядке вещей – строительные материалы должны находиться рядом местом стройки. Однако молекулярные биологи сделали ничем не оправданный вывод, что в ранней эволюции хордовых произошла инверсия дорсо-вентральной оси тела. Появилось около десятка публикаций, в которых обсуждается, когда, почему и каким образом предки хордовых стали ползать на бывшей спинной стороне. А то обстоятельство, что нервная система этих животных различается не только положением, но и структурой, никого не смущало. Но обсуждение этого вопроса имеет смысл только в том случае, если известно, что хордовые (и вторичноротые вообще) произошли от первичноротых, имеющих нервную систему на брюшной стороне. Однако такими сведениями мы не располагаем. Более вероятно, что Protostomia и Deuterostomia разошлись очень рано, возможно, еще на уровне Acoelomorpha, у которых нервная система представлена диффузным интраэпителиальным плексусом без ганглиев и нервных стволов - на такой основе могла развиваться нервная система любого типа в любом месте. Но интерес к этой теме, кажется, ослабел – мыльный пузырь лопнул.

2. Вторая спорная проблема – систематического положения Pogonophora – усложнена тем, что в этом отношении морфологи тоже не единодушны. Сначала большинство зоологов считало их особым типом вторичноротых (Беклемишев, 1944; Иванов, 1960 и др.), причем главным и неопровержимым аргументом был (и остается) энтероцельный способ образования мезодермы. Но некоторые авторы причисляли погонофор к полихетам. А после того, как погонофорами стали заниматься и молекулярные биологи, последняя точка зрения восторжествовала (см. Смирнов, 2008). В результате тип Pogonophora превратился в относящееся к полихетам семейство Siboglinidae (Halanych, 2004); в таком виде он и фигурирует во всех учебных руководствах.

Большинство морфологических признаков, на которых основано сближение погонофор с полихетами при более внимательном рассмотрении утрачивают свое значение. Внешнее сходство этих животных возникло конвергентно и обусловлено адаптацией к седентарному образу жизни и прикреплением к субстрату задним концом тела. Большое значение придается тому, что в обеих группах наблюдается спиральное дробление, но упускается из виду, что перспективное значение бластомеров у них существенно различается. Это объясняется тем, что различна сама организация яйца. У полихет анимально-вегетативная ось яйца совпадает с передне-задней осью зародыша, а у погонофор эти оси перекрещиваются под прямым углом.

Дробление у полихет характеризуется ранней детерминацией бластомеров, причем особенно важную роль в развитии играет квадрант D, от которого происходит микромер 4d – зачаток всей целомической мезодермы; у погонофор судьба бластомеров определяется гораздо позднее,

а весь материал мезодермы содержится в переднем квадранте В. Поэтому целом образуется у полихет телобластическим способом, а у погонофор, как у вторичноротых – энтероцельным.

Личинки погонофор не похожи ни на трохофору, ни на диплеврулу. Они имеют удлиненную форму и у них часто имеются ресничные структуры, которые можно сравнить с прототрохом или с телотрохом, но развиваются они из других бластомеров. У этих личинок уже намечаются границы прото-, мезо-, мета- и опистосомы, поэтому их сравнивают с метатрохофорой полихет. Но ничего специфически полихетного в такой расчлененности нет, так как в развитии всех сегментированных животных имеется стадия, состоящая из немногих ларвальных сегментов. Не следует также придавать большое значение расположенной на заднем конце тела полихет и погонофор зоне роста, в которой образуются постларвальные сегменты. Такая зона имеется также у хордовых (ланцетника и позвоночных). Но способ формирования постларвальных сегментов и происхождение их мезодермы в названных группах различны: постларвальные сомиты развиваются у полихет из эктомезодермы, а у погонофор и хордовых из энтомезодермы. Из этого следует, что зона роста возникла у них независимо (Ivanov, 1988).

Совершенно не оправдано утверждение, что передний отдел личинки погонофор (протосома) во всех деталях идентичен голове метатрохофоры (Bright et al., 2013), так как развиваются они по-разному. Зачаток головы развивается у трохофоры из микромеров первых двух квартетов, относящихся ко всем четырем квадрантам, а потом к нему присоединяется и стомодеум, развивающийся из микромеров 3-го квартета. А у погонофор весь передний конец тела, включая целомическую мезодерму и вторичный рот, образован клетками, относящимися к квадранту В. Кроме того, в голове полихет обычно целома не содержится. По-видимому, признание близкого родства погонофор и полихет основано только на авторитете молекулярной биологии.

3. Заслуживает внимания и созданный молекулярными биологами клад Ecdysozoa, из-за которого перекраивается вся макросистема первичноротых. Сходство планов строения Annelida и Arthropoda было хорошо известно еще в XIX веке, а происхождение членистоногих от кольчатых червей еще недавно считалось бесспорным. Считалось, что какие-то полихеты совершили важный шаг прогрессивной эволюции – окончательно перешли от ресничного способа передвижения к мышечному, при этом из жизненного цикла выпала стадия ресничной личинки, а из яиц стали вылупляться личинки нового типа, уже обладающие основными чертами плана строения взрослых животных. Кожно-мускульный мешок сменился у членистоногих сложной системой мышечных пучков, для которых потребовались прочные точки прикрепления. Поэтому эластичная кутикула аннелид превратилась в жесткий наружный скелет, а целом,

выполнявший функцию внутреннего гидроскелета, подвергся редукции. Но, чтобы сделать возможными дальнейший рост и изменения формы тела, возникли линьки – периодическое сбрасывание старой кутикулы и замена ее новой, осуществляемое при участии специального гормона – экдизона.

Однако линьки с экдизоном бывают также у некоторых довольно примитивных животных – в частности, у нематод. Хотя у последних нет такой сложной мускулатуры, но упругая кутикула помогает восстанавливать нормальную форму тела после деформаций, обусловленных внешними или внутренними причинами. Естественно предположить, что линька у нематод и членистоногих – животных, находящихся на разных стадиях эволюционного развития, и необходимая для выполнения таких различных функций возникла независимо. Но Агинальдо с соавторами (1997) совершенно безапелляционно заявили, что такая сложная линька могла возникнуть в эволюции только один раз. И на этом основании была создана теория, согласно которой в самом начале эволюции первичноротых произошла дивергенция на клады Ecdysozoa и Lophotrochozoa, причем к первым были причислены членистоногие, нематоды и еще некоторые группы, а ко вторым – все остальные первичноротые, в том числе и аннелиды, из-за чего их родство с членистоногими отрицается. О фактах, опровергающих эту теорию, я уже писала раньше (Иванова-Казас, 2013) и повторяться не буду. Здесь я хочу обратить внимание на то, что экдизозойная теория крайне слаба и в теоретическом отношении.

Ценность любой теории зависит от того, что она помогает решить какую-нибудь сложную проблему. А теория Экдизо ни одной проблемы не решила, а сама содержит ряд вопросов, нуждающихся в разрешении. Так, остается неясным, почему экдизозойные линьки не могли возникнуть у нематод и членистоногих независимо? Между прочим, такая же линька обнаружена у некоторых аннелид (у медицинской пиявки). И от каких животных и при каких обстоятельствах произошли экдизозои? Предположение, что их предками (как и у других билатерий) могли быть турбеллярии, отвергается из-за того, что эти черви причислены к кладу Lophotrochozoa. И почему экдизозои представлены группами, так сильно различающимися по плану строения и уровню организации, и никаких животных, занимающих промежуточное место, и могущих служить связующим звеном, нет? Наконец, почему все особенности организации и развития членистоногих (даже образование у зародышей зачатков целомических мешков) легко и биологически оправданно могут быть выведены из таковых аннелид, но ничем не напоминают нематод?

За 18 лет своего существования экдизозойная теория не дала вразумительного ответа ни на один из этих вопросов, не проявила никаких признаков развития и остается законсервированной.

Теперь обратимся к основной проблеме моего доклада. Почему возникают такие противоречия в филогенетических представлениях молекулярных биологов и морфологов? Прежде всего, хотелось бы знать, что думают об этом сами молекулярные биологи. А я могу только предполагать, что признаки, на которых базируются их суждения, не имеют непосредственного отношения к обсуждаемым проблемам. Молекулярная механика развития слишком сложна, важны не сами признаки и системы взаимодействий между ними. Вот когда будет хорошо известна молекулярная подкладка основных процессов индивидуального развития, а также закономерности эволюции молекулярных морфогенетических механизмов, тогда молекулярные биологи смогут рассуждать, не оглядываясь на морфологов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М. 492 с.
- Иванов А.В.* 1960. Погонофоры. Фауна СССР. Н. сер. 272 с.
- Иванова-Казас О.М.* 2013. Происхождение членистоногих и клад ECDYSOZOA // Онтогенез. Т. 44. № 5. С. 303-315.
- Смирнов Р.Н.* 2008. Систематика и филогения Pogonophora // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. Сер. 1. Т. 97. С. 110-140.
- Aguinaldo A.M. et al.* 1997. Evidence for a clad of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. V. 387. P. 482-493.
- Bright M. et al.* 2013. The metamorphose of a deep-sea hydrothermal vent vestimentiferan (Polychaeta: Sibodlinidae) // Organisms diversity and evolution. Т. 13. P. 163-188.
- Halanych K.M.* 2004. The new View of animal phylogeny // Ann. rev. ecol. syst. V. 35. P. 229-256.
- Ivanov A.V.* 1988. Analysis of the embryonic developmental of Pogonofora in connection with the problems of phylogenetics // Zeitschr. zool. syst. evol. V. 26. P. 161-185.

Molecules, morphology and phylogeny

О.М. Ivanova-Kazas

A complicated, almost conflict situation originated in nowadays biology, i.e. there are two scientific concepts that often solve some phylogenetic problems in a quite different way. These concepts are evolutionary morphology and molecular biology. To figure out the causes of these contradictions and to eliminate them are a vital necessity of modern biology.

УДК 575.8; 575.16; 591.3

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРИОБРЕТЕНИЯ И ПОТЕРИ

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

Ключевыми эволюционными приобретениями Chordata послужили дубликации Нох-кластеров и совершенствование системы генетического контроля, появление нейроэктодермы и полый нервной трубки, возникновение множества популяций стволовых клеток. Проявление неотении в сочетании с пераморфозом в эволюционной линии хордовых-позвоночных-млекопитающих способствовало таким крупным ароморфным инновациям, как увеличение размера организма и длительности жизни, развитие мозга, появление внегеномной системы передачи информации, небывало высокий родительский вклад в потомство. Радикальные перестройки Нох-кластеров, малоклеточность зародышей и другие особенности развития представителей Ecdysozoa и оболочников среди Chordata и представляют предельно выраженные примеры альтернативной эволюционной тенденции с преобладанием прогенеза.

ВВЕДЕНИЕ

Две основные документированные летописи жизни представлены палеобиологией и сравнительной геномикой (Федонкин, 2006). Подобным же образом тело животных – летопись эволюции, записанная бесчисленными слоями (Докинз, 2013); организм представляет собой исторический документ (Williams, 1992), органы, клетки и ДНК которого содержат следы истории жизни на Земле (Шубин, 2013). Как известно, старинная пергаментная летопись, включающая соскобленные и переписанные фрагменты текста, именуется палимпсестом. Эволюционная летопись, в какой-то мере повторяемая в процессе индивидуального развития организма, и каждый организм – сложнейший, многослойный палимпсест с многократной и многообразной правкой, приобретениями и потерями текстового и смыслового содержания.

Сравнительная геномика свидетельствует, что эволюция крупнейших доменов органического мира, Bacteria, Archaea и Eukarya, включала события симбиогенеза, «горизонтальный» перенос генов, умножение либо потерю генов и их кластеров и другие изменения генома. Eukaryota так или иначе эволюционировали от Prokaryota; древние прокариотические симбионты стали органеллами эукариотических клеток, сохранив часть прокариотического генома. В ходе эволюции животных продолжается горизонтальный перенос генов от организмов других крупных таксонов (Crisp et al., 2015).

Согласно теории филэмбриогенеза А.Н. Северцова (1939), эволюция осуществляется путем изменения онтогенеза. Крупные изменения, ведущие к усложнению организации и повышению интенсивности жизнедеятельности, – ароморфозы – определяют прогрессивное развитие группы; частные приспособления – идиоадаптации – не изменяют прежний уровень организации. Эволюционные преобразования онтогенеза включают дубликации, делеции, замещение и трансформации этапов развития, а также модификации развития во времени и пространстве – гетерохронии и гетеротопии (см. Северцов, 1939; Gould, 2002; McNamara, 2002). Гетерохрония – классический механизм эволюционных изменений последовательности процессов развития, их скорости и сроков проявления анцестральных признаков. Наиболее часто рассматриваемый тип гетерохронии – педоморфоз, представленный неотенией и прогенезом. МакНамара (McNamara, 2002) ввел представление о пераморфозе как возрастании скорости изменения формы или периода этих изменений до такой степени, что взрослая форма потомка морфологически выходит «за пределы» анцестрального состояния.

Возрастание клеточных ресурсов роста и развития, обеспечивая увеличение размера организма, разнообразие и пластичность морфогенезов, играло ключевую роль в эволюции большинства Metazoa. Сохранение недифференцированного состояния и митотической активности стволовых клеток у зародышей, личинок и взрослых животных (со сдвигом цитодифференциации на более поздние стадии онтогенеза) – проявление локальной гетерохронии; различная локализация тех или иных популяций стволовых клеток в онтогенезе животных разных таксонов – проявление гетеротопий. Возникновение какой-либо новой популяции недифференцированных, способных к пролиферации стволовых клеток, подобных в этом отношении эмбриональным клеткам, можно рассматривать как локальный эмбриоморфоз (Исаева и др., 2013).

Макроэволюционные преобразования Bilateria в значительной мере связаны с контролем пространственно-временной архитектуры организма гомеобокс-содержащими генами, прежде всего генами Нох-кластеров, и другими генами, регулирующими гетеротопии и гетерохронии (см. Gould, 2002; Minelli, 2003; Исаева, 2014; Кулакова и др., 2014). Пространственное расположение (осевая симметрия) Нох-генов в кластерах у Annelida, Arthropoda,

Chordata картируется в паттерн их экспрессии и осевой паттерн будущего животного (Minelli, 2003); это единственный однозначный пример отображения, картирования пространственного порядка расположения генов и временного порядка их экспрессии в осевую морфологию организма (Isaeva et al., 2012). Как правило, связь генотипа и фенотипа неоднозначна, нелинейна. С ростом числа уровней регуляции происходит экспоненциальный рост сложности генных сетей; увеличение числа уровней иерархической регуляции генных сетей – ароморфоз, позволивший почти безгранично наращивать сложность генетических программ без существенного роста размера геномов (Колчанов и др., 2004; Гунбин и др., 2008). Корреляции общего числа генов Bilateria с морфологической сложностью организма не найдено, однако число регуляторных микроРНК, которым приписывается важная роль в эволюции многоклеточных животных, в какой-то мере определяет морфологическую сложность организации (см. Sempere et al., 2006; Peterson et al., 2009). Показано, что численность различных микроРНК, играющих важную роль в развитии и эволюции многоклеточных животных, коррелирует с иерархией системы Eumetazoa и морфологическими инновациями (см. Wheeler et al., 2009; Hertel, Stadler, 2015).

Ниже кратко рассматриваются эволюционные приобретения и потери, весьма контрастно выраженные у представителей двух ветвей билатеральных животных, Ecdysozoa и Deuterostomia, включающих разнообразные формы, которые можно рассматривать как эксперименты, поставленные природой (Исаева и др., 2013).

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОТЕРИ ECDYSOZOA

Надтип линияющих животных, Ecdysozoa выделен с применением данных молекулярной биологии; присутствие кутикулярного экзоскелета с необходимостью его линьки (экдизиса) для роста в процессе онтогенеза – основной морфофункциональный признак этого таксона (Ruppert, 1991; Aguinaldo et al., 1997). Наружная кутикула представителей Ecdysozoa выполняет функции стабилизации формы тела, защитную и скелетную, включающую прикрепление мышц; присутствие жесткого поверхностного экзоскелета эволюционно сопряжено с утратой подвижных ресничек поверхности тела (Ruppert, 1991; Minelli, 2003). Представители Ecdysozoa лишены первичных, ресничных личинок. У многих представителей клада Ecdysozoa отсутствуют и жгутики сперматозоидов, что привело к появлению aberrantных неподвижных спермиев некоторых членистоногих и атипичных амебодных спермиев нематод.

Как известно, членистоногие – эволюционно успешный таксон, представители которого составляют около 80% всех видов Metazoa. Адаптивная пластичность членистоногих и нематод допускает их практически повсеместное выживание и репродукцию (Рупперт и др., 2008). Однако жесткий экзоскелет оказался и ограничителем способности к ароморфным преоб-

разованиям Ecdysozoa, лимитируя размер животных и их головного мозга. У представителей Ecdysozoa число нервных клеток и синапсов, ветвление дендритов весьма жестко детерминированы генетически, особенно при эутелии. Так, у нематоды *Caenorhabditis elegans* дефинитивный организм содержит 959 клеток (не считая непостоянного числа половых клеток), а нейронная сеть включает 302 клетки, образующих около 8000 синапсов (см. White et al., 1986). Ранние зародыши представителей Ecdysozoa мало-клеточны, ресурсы стволовых клеток, как и способность к регенерации и бесполому размножению, весьма ограничены (Ruppert, 1991), не говоря уж об эутелии некоторых Ecdysozoa. Предшественники нервных клеток у насекомых и ракообразных выходят из вентральной эктодермы в виде отдельных подвижных клеток (см. Гилберт, 2010; 2008). У хелицеро-вых и мириапод возникла сплошная, хотя и узкая, вентральная полоска нейроэктодермы, клетки которой погружаются внутрь (2008), но эпителиальный морфогенез этой полоски нейроэктодермы отсутствует. Нервная система насекомых и других беспозвоночных компактна, экономична и эффективна; при минимальном размере нервной системы членистоногим свойственна очень сложная биология, но без проявлений индивидуальности поведения (Савельев, 2005).

У изученных представителей Ecdysozoa, включая такие модельные объекты исследований, как *Caenorhabditis elegans* и *Drosophila melanogaster*, в той или иной мере утрачена анцестральная организация кластера Нох-генов и их функций (см. Minelli, 2003; Корчагина и др., 2010). По сравнению с хордовыми (Putnam et al., 2008) и книдариями (Technau et al., 2015) *C. elegans* и дрозофила потеряли много предковых генов и не сохранили исходного порядка расположения генных последовательностей в хромосомах. Вероятно, потеря множества анцестральных генов в эволюции Ecdysozoa коррелировала с идиоадаптациями. Поразительный пример потери функции одного из *Hox*-генов, *Abdominal-A* с сопутствующей утратой всего абдоминального отдела тела обнаружен у усоногих ракообразных, *Cirripedia* (см. Deutsch, Mouchel-Vielh, 2003).

Итак, появление наружной кутикулы с потерей эпидермальных ресничек служит примером идиоадаптации, обеспечившей успешное выживание, распространение и репродуктивный успех представителей клада Ecdysozoa – при утрате дальнейших эволюционных перспектив.

АРОМОРФОЗЫ И ИДИОАДАПТАЦИИ DEUTEROSTOMIA

У большинства (но не у всех) Deuterostomia найдены упорядоченные кластеры с полным набором Нох-генов. Сопоставление организации Нох-кластеров и паттерна экспрессии Нох-генов с фенотипической морфологией развивающегося организма дает возможность проследить возникновение макроэволюционных изменений морфогенеза и плана строения у вторичноротых (David, Mooi, 2014). У представителей типа Echinodermata эволюционный переход от билатеральной к пентарадиальной симметрии

оказался сопряженным с дезорганизацией анцестрального Нох-кластера вторичноротых – транслокацией и инверсией передних Нох-генов (от *Hox1* до *Hox4*) – и с нарушением пространственной коллинеарности генной экспрессии (David, Mooi, 2014). Сдвиг времени активации передних Нох-генов (после начала экспрессии задних), вероятно, изменил фенотипический баланс морфогенеза частей тела и вызвал переход к доминированию пентарадиальной симметрии, впервые проявляющейся в формировании пяти первичных лопастей гидроцеля с локализацией здесь экспрессии передних Нох-генов (David, Mooi, 2014). В частности, у морских ежей взрослый организм развивается из зачатка на левой стороне личинки; наблюдается корреляция морфологической инверсии оральной части развивающегося животного с изменением пространственной и временной коллинеарности передних *Hox*-генов (Cameron et al., 2006; Рожнов, 2013; David, Mooi, 2014).

Самый большой и успешный таксон вторичноротых – тип Chordata, среди которых наибольшее разнообразие присуще позвоночным. Как известно, тип хордовых характеризуется такими синапоморфными чертами, как фарингеальные (жаберные) щели, дорсальная полая нервная трубка, нотохорд и постанальный хвост (Ruppert, 1997; Kirschner, Gerhart, 2005). В эволюционной линии хордовых-позвоночных выявлена удивительная консервативность генома с наследованием большинства предковых генов, сохранением целостности *Hox*-кластеров и консерватизма их функций (Duboule, 2007; Putnam et al., 2008; David, Mooi, 2014). Эволюционный успех позвоночных в значительной мере обеспечен умножением числа Нох-кластеров в результате двух (у костистых рыб – трех) раундов дубликации всего генома и совершенствованием системы генетического контроля (см. Gould, 2002; Minelli, 2003; Корчагина и др., 2010). Умножение комплекса Нох-генов дало возможность вовлечения этих генов в выполнение новых функций, связанных с крупными инновациями строения позвоночных (Putnam et al., 2008).

Эволюционный консерватизм филотипической для хордовых стадии фарингулы, на которой впервые появляются характерные для них черты плана строения тела (Ballard, 1981), вероятно, обусловлен сложностью и консерватизмом взаимозависимых генных регуляторных сетей (Onai et al., 2014). У эмбрионов различных видов позвоночных (*Danio*, *Xenopus*, курицы и мыши) на стадиях развития от нейрулы до поздней фарингулы найдено наибольшее сходство транскриптомов, наиболее консервативный паттерн генной экспрессии по сравнению с другими стадиями и тем самым выявлен филотипический период развития (Irie, Kuratani, 2011). Таким образом, филотипический период развития позвоночных может быть расширен от нейрулы до фарингулы.

Эволюционное восхождение в линии хордовых-позвоночных контрастирует с морфофункциональными преобразованиями по типу идиоадаптаций, ведущими в эволюционные тупики, что ярко выражено в пределах Deuterostomia у иглокожих, а среди Chordata – у оболочников (Urochordata).

У исследованных представителей оболочников найдены существенные изменения системы Нох-генов с потерей анцестральной организации кластера Нох-генов и их функций (см. Minelli, 2003; Корчагина и др., 2010; David, Mooi, 2014). Согласно классифиции Нох-кластеров (Duboule, 2007), они могут быть организованными, дезорганизованными, расщепленными и атомизированными. У асцидии *Ciona intestinalis* Нох-кластер расщеплен, неполон и частично дезорганизован (Ikuta et al., 2004; Caputi et al., 2008). У аппендикулярии *Oikopleura dioica* 9 Нох-генов «атомизированного» Нох-кластера рассеяны по всему геному (Seo et al., 2004). Асцидии во взрослом состоянии лишены сегментации и спинного мозга, рудимент головы представлен редуцированным церебральным ганглием; у аппендикулярий, наоборот, утрачена предковая взрослая форма (Ruppert, 1997; Рупперт и др., 2008; David, Mooi, 2014). Таким образом, модифицированная морфология взрослых животных отражает нарушение организации Нох-кластера (David, Mooi, 2014).

В эволюции хордовых дубликации Нох-кластеров и совершенствование регуляторных систем оказались эволюционными приобретениями, способствующими крупным ароморфным преобразованиям в линии хордовых-позвоночных, тогда как радикальные перестройки Нох-кластеров у оболочников вели к необратимой идиоадаптации и эволюционным тупикам. Хордовые предки позвоночных избежали избыточной специализации и потерь генных регуляторных систем, расширили потенциал способности эволюционировать.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ КЛЕТОЧНЫХ РЕСУРСОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ

Различие клеточных ресурсов роста и развития Protostomia (Lophotrochozoa и Ecdysozoa) и Deuterostomia наблюдается уже в конце дробления зиготы, к началу гастрюляции. На существенное различие (приблизительно на порядок) числа эмбриональных клеток первичноротых и вторичноротых животных при переходе к гастрюляции обратил внимание П.П. Иванов (1937). По его оценке, гастрюляция зародышей Protostomia обычно начинается на стадии 128 бластомеров, тогда как среди Deuterostomia у иглокожих переход к гастрюляции происходит приблизительно на стадии 1150, а у лягушки – около 6000 клеток (Иванов, 1937). У зародышей позвоночных наблюдается существенное возрастание числа эмбриональных клеток к стадии гастрюляции по сравнению с беспозвоночными представителями хордовых (см. Ruppert, 1997; таблица 1).

Сравнение числа делений дробления и числа клеток зародыша к началу гастрюляции в пределах Chordata показывает, что гастрюляция аппендикулярии *Oikopleura* и асцидии *Styela* начинается раньше, чем у ланцетника *Amphioxus* (*Branchiostoma*) (табл. 1). У миноги *Petromyzon* и амфибии *Triturus* число клеток зародыша к началу гастрюляции многократно возрастает по сравнению с представителями оболочников. Таким образом, среди

Таблица 1. Число клеток при гастрюляции представителей хордовых (по Ruppert, 1997)

Животные	Число делений	Число клеток
Oikopleura	5–6	38
Styela	6–7	76
Amphioxus	9–10	780
Petromyzon	11	2200
Triturus	14	1600

хордовых начало гастрюляция отложено, замедлено у ланцетника и позвоночных, что представляет собой проявление неотении (Ruppert, 1997).

Дэвидсон и коллеги развили гипотезу «отложенных» (“set-aside”), запасенных для будущего морфогенеза клеток, дающих начало дефинитивному организму после метаморфоза у животных с непрямым развитием (Davidson et al., 1995). Эти резервные клетки в ходе эмбриогенеза и личиночной стадии выключены из процесса дифференциации, сохраняя практически неограниченную способность делиться и продуцировать новые популяции клеток взрослого организма (Davidson et al., 1995). В сущности, все стволовые клетки, включая гаметогенные, представляют собой «отложенные», резервные клетки, запасенные для будущего развития и/или физиологической и репаративной регенерации. «Стволовость» включает поддержание недифференцированного состояния клеток, их способность к самообновлению путем митотического деления и «отложенную» способность к цитодифференциации. Те или иные системы стволовых клеток обеспечивают индивидуальное развитие, половую и агамную репродукцию, выживание и гомеостаз (физиологическую и репаративную регенерацию) всех многоклеточных организмов (см. Isaeva, 2011; Shukalyuk, Isaeva, 2013). Регулятивное развитие, типичное для хордовых и большинства Deuterostomia, коррелирует с «избыточностью» клеточного материала, возможностью селекции на клеточном уровне в пределах организма (что показано для иммунокомпетентных клеток и нейробластов) и высоким уровнем морфогенетической гибели клеток (апоптоза). У многоклеточных с большими размерами и множеством тканей значительно больше возможностей «разнесения» различий экспрессии паралогов генов во времени и пространстве (Колчанов и др., 2004; Гунбин и др., 2008), включая приобретение новых функций генами дополнительных Нох-кластеров.

У позвоночных важный онтогенетический и эволюционный резерв морфогенеза составляют плюрипотентные стволовые клетки нервного гребня. Клетки нервной трубки, нервного гребня и эктодермальных плакод позвоночных осуществляют «второй раунд развития» (Kirschner, Gerhart, 2005). Б. Холл (Hall, 1998, 2000, 2008) постулировал, что клеточный мате-

риал нервного гребня представляет собой четвертый зародышевый листок, и обладающие им позвоночные – четырехслойные животные. Он справедливо полагает, что зародышевые листки подвержены интенсивным эволюционным изменениям. Согласно концепции Холла, нервный гребень, как и мезодерма, представляет собой вторичный зародышевый листок (Hall, 1998; см. также Minelli, 2003). Развивая идею Холла, в качестве четвертого зародышевого листка хордовых-позвоночных логично рассматривать всю нейральную пластинку с прилегающим клеточным материалом будущего нервного гребня. Полагаю, что нейральную пластинку можно именовать нейродермой и считать вторичным зародышевым листком хордовых, выделяющимся из эктодермы подобно тому, как мезодерма отделяется от энтодермы. Появление нейродермы с последующим формированием нервной трубки и нервного гребня – ароморфная эволюционная инновация хордовых, обеспечившая возникновение небывалого нейрогенного клеточного ресурса – избытка нейробластов с многократным увеличением массы мозга, возможностью отбора на клеточном уровне и быстрой эволюцией мозга. У тритона нейральная пластинка составляет 50% эктодермы (Гилберт, 2010). У зародыша человека преобладание относительной массы нейрогенного клеточного материала на стадии нейрулы поразительно: при простом визуальном сравнении нейрогенной массы клеток с размерами сомитов (см. Shiota, 2008; Гилберт, 2010) очевидны гетерохрония, ускоренный аллометрический рост и пераморфоз (гиперморфоз) нервных валиков и нервной трубки.

Известные примеры гетерохроний включают неотенические признаки млекопитающих и человека, в том числе аллометрическое увеличение объема мозга. У обезьян и человека плод рождается с большим мозгом и маленькой массой тела, затем масса тела растет намного быстрее, чем мозг (Савельев, 2005). Непропорциональная экспансия кортикальной поверхности головного мозга человека ведет к появлению складок-борозд; в результате прохождения дополнительных циклов клеточной репродукции происходит 1000-кратное возрастание площади кортикальной поверхности мозга человека по сравнению с мышью (Chenn, 2002). Появление огромного нейрогенного клеточного субстрата привело к образованию неокортекса млекопитающих на базе вомероназальной системы рептилий, развитию памяти и мышления в сочетании с предковой инстинктивно-гормональной системой контроля поведения (Савельев, 2005, 2010) и появлению внегеномных систем передачи информации. Развитие внутреннего скелета позвоночных в значительной мере сняло ограничения размера тела и обеспечило возникновение сложного двигательного поведения. У высших позвоночных возникли теплокровность, плацентарное живорождение и репродуктивная стратегия с небывало высоким родительским вкладом в каждого потомка.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ: ВОСХОЖДЕНИЯ И ТУПИКИ

Общее представление об эволюционной стратегии впервые введено Л. Слободкиным (Slobodkin, 1964). Анализ эволюционных преобразований в контексте концепции репродуктивной стратегии (MacArthur, Wilson, 1967; Касьянов, 1989; Kasyanov, 2001) позволяет в какой-то мере объяснить различную эволюционную стратегию в разных таксономических группах животных. Концепция репродуктивной стратегии, рассматривая совокупность адаптаций, связанных с размножением и развитием, учитывает два альтернативных типа естественного отбора, направленного на повышение либо плодовитости, либо конкурентоспособности и выживаемости особей (Kasyanov, 2001). В эволюции хордовых, особенно позвоночных, отбор на выживаемость индивидов, заботу о потомстве с высокими затратами материала и энергии на каждого потомка, увеличение размера тела, появление новых клеточных ресурсов развития, удлинение периода роста и пластичность морфогенеза способствовал расширению эволюционных возможностей и ароморфным преобразованиям.

Альтернативная эволюционная стратегия развития проявилась у организмов с быстрым половым созреванием, высокой плодовитостью, коротким жизненным циклом, высокой смертностью, малыми размерами организма, жестко детерминированным развитием и малоклеточностью, например, нематод и некоторых оболочников. Такая стратегия дает возможность быстрого роста популяции и освоения новых экологических ниш, но эволюционные изменения по типу идиоадаптаций ведут в эволюционный тупик.

В биологическом формообразовании неизбежны физические, геометрические, биомеханические и конструктивные ограничения морфогенеза; общий «дизайн» строения организма определяет некоторые неизбежные морфологические следствия (Gould, 2002). На фоне цефализации с развитием систем рецепции и анализа сигналов внешней среды как общего ароморфного эволюционного тренда *Bilateria* выделяется утрата головы как идиоадаптация некоторых специализированных групп животных. Например, раковина двустворчатых моллюсков, обеспечившая надежную защиту и выживание, оказалась эволюционным ограничителем; эти моллюски обладают системой нервных ганглиев, но лишены головы. Приобретение пентамерии с потерей поляризации тела и цефализации билатеральных предков привело к утрате головы современными иглокожими. При метаморфозе теряют голову и асцидии, у которых во взрослом состоянии остается лишь редуцированный ганглий.

Эволюционная «инженерия» далека от совершенства и подобна работе жестянщика-лудильщика (*tinkerer*), кустаря-ремесленника, использующего подручные материалы для разных целей (Jacob, 1977). В качестве примеров «кустарной работы» эволюции приведены перестройки Нох-кластеров (David, Mooi, 2014), инвертированность сетчатки позвоночных

(Докинз, 2013), «неразумный дизайн» головного мозга человека (Jacob, 1977; Williams, 1992; Gould, 2002). Мозг человека, эволюционно сформировавшийся как наложение старых и новых структур, Ф. Жакоб (Jacob, 1977) сравнил с каретой, предназначенной для тяги лошадьми, к которой пристроен реактивный двигатель. Неизбежны эволюционные тупики, эволюционные ловушки (Williams, 1992) и даже эволюционные «черные дыры» (Harvey, Partridge, 1987). По словам Слободкина (Slobodkin, 1964, p. 351), “If evolution can be regarded as a game, it is a game that can be created by Kafka or Sartre”. Но эволюция привела и к таким крупнейшим ароморфным инновациям, как возникновение Eukaryota, цефализация Bilateria, развитие мозга и сознания высших позвоночных.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СИММЕТРИИ И ТОПОЛОГИИ METAZOA

Важнейшие эволюционные приобретения Metazoa можно рассматривать в свете концепции прогрессивной эволюции как ароморфозы по Северцову (1939). Эволюционный успех живых организмов обусловлен адаптацией к окружающему миру, включающей его адекватное отображение организмом – от определения основной оси симметрии седентарных животных и растений до картирования пространственных координат внешнего мира мозгом млекопитающих. Нобелевская премия 2014 года присуждена Дж. О’Кифу (John O’Keefe) и супругам Мозерам (Edward Moser, May-Britt Moser) за открытие «клеток места» (place cells) в гиппокампе и «клеток решетки» (grid cells) энторинального кортекса височной доли, определяющих и запоминающих положение и перемещение животного в пространстве (O’Keefe, 1976; Moser et al., 2008). Эти нейроны создают клеточную систему координат, систему ориентации и навигации как часть нейронной карты мозга, отображающей внешнее пространство.

Эволюционное усложнение симметрии животных (на языке физики – понижение порядка симметрии) рассматривается как мера сложности организации (см. Белоусов, 2013). Активное перемещение животных ведет к поляризации строения организма, ориентация основных осей которого определяется симметрией физических полей. Переднезадняя ось тела 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 и граничными условиями обитания на разделе физических фаз (см. Minelli, 2003; Рупперт и др., 2008). Эволюционное усложнение организма Metazoa привело к появлению билатеральной симметрии с последующим усилением поляризации (цефализации), добавлением трансляционной симметрии (метамерии) и лево-правой асимметрии внутренних органов (см. Исаева, 2013). Эволюция симметрии хордовых включает большее число эволюционных преобразований по сравнению с представителями Ecdysozoa и Lophotrochozoa.

Помимо сомитомерии, хордовые обладают дополнительным вариантом трансляционной симметрии – бранхиомерией, т. е. энтодермальной глоткой с многочисленными парными жаберными щелями (Minelli, 2003; Рупперт и др., 2008). Итак, среди Metazoa у хордовых наиболее выражено эволюционное усложнение организма и его симметричных характеристик.

Преобразования симметрии в эволюции и развитии связаны с топологическими трансформациями организма. Топологический подход делает возможным количественный анализ сферических перестроек топологического рода поверхности тела многоклеточных животных в развитии и эволюции (Isaeva et al., 2008, 2012). Поверхность организма Metazoa (его эпителиальная «оболочка», образуемая производными любого зародышевого листка) в эмбриональном развитии претерпевает последовательные перестройки, изменяющие топологический род поверхности (p), значение которого определяется числом сквозных каналов (Isaeva et al., 2008, 2012). В эволюции животных происходил переход от организмов, лишенных сквозного кишечного канала, поверхность которых топологически эквивалентна сфере ($p=0$), к организмам со сквозным кишечным каналом и поверхностью тела, гомеоморфной тору ($p=1$), затем к животным с дополнительными сквозными эпителиальными каналами, поверхность тела которых стала топологически эквивалентна множественному тору (Isaeva et al., 2008, 2012). В организме многоклеточных животных сквозные каналы характерны для систем, поставляющих питание и кислород либо выводящих экскременты; топологические трансформации, увеличивающие площадь этого раздела, обеспечивают лучшую адаптацию организма к среде (Isaeva et al., 2012). У хордовых на стадии нейрулы существует сквозной нейральный канал – дополнительный канал, помимо кишечной трубки и парных сквозных жаберных щелей, и такого набора сквозных каналов нет у представителей других таксонов билатеральных животных. Тороидные формы со сквозными эпителиальными каналами рассматриваются как функционально оптимизированный дизайн Metazoa, поскольку топологические трансформации эпителиальной поверхности организма увеличивают поверхность раздела и контакта организма со средой, способствуя лучшей адаптации к окружению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показано, дубликации Нох-кластеров и совершенствование системы генетического контроля оказались эволюционными приобретениями, ведущими к крупным ароморфным преобразованиям, тогда как радикальные перестройки Нох-кластеров коррелируют с необратимыми идиоадаптациями. Среди ароморфных эволюционных приобретений хордовых одним из важнейших оказалось возникновение нейродермы как четвертого зародышевого листка и затем нервной трубки, что обеспечило возникновение небывалого клеточного ресурса нейрогенеза. Эволюционный успех живых организмов обусловлен адаптацией к окружающему миру, включа-

ющей его адекватное отображение организмом – от определения его осей симметрии до картирования пространственных координат физической среды мозгом высших позвоночных. Усложнение морфофункционального строения организма Metazoa, егосимметричных и топологических характеристик наиболее выражено у хордовых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В.* 2013. Симметричные преобразования в развитии организмов / Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Ред. С.В. Рожнов М.: ПИН РАН. С. 6–21.
- Гилберт С.* 2010. Биология развития. Перевод 7-го издания. В 3-х томах. 838 с.
- Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А.* 2008. Молекулярно-генетические системы развития: динамика функционирования и молекулярная эволюция // Биохимия. Т. 73. № 2. С. 270–282.
- Докинз Р.* 2013. Самое грандиозное шоу на Земле: доказательства эволюции. М.: Астрель. Corpus. 496 с.
- Иванов П.П.* 1937. Общая и сравнительная эмбриология. М.-Л. 809 с.
- Исаева В.В.* Преобразования симметрии в онтогенезе и эволюции / Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. 2013. С. 22–43.
- Исаева В.В.* 2014. Модулярность развития: гетерохронии и гетеротопии в эволюционных преобразованиях / Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 33–48.
- Исаева В.В., Озернюк Н.Д., Рожнов С.В.* 2013. Свидетельства эволюционных изменений онтогенеза: палеонтологические, сравнительно-морфологические и молекулярные аспекты. Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 273–283.
- Касьянов В.Л.* 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 179 с.
- 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.
- Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А.* 2010. Нох-кластер и эволюция морфогенозов // Онтогенез. Т. 41. С. 353–363.
- Кулакова М.А., Бакаленко Н. И., Новикова Е.Л.* 2014. Гетеротопии и гетерохронии программ развития под контролем кластерных гомеобокс-содержащих генов / Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 17–32.
- Рожнов С.В.* 2013. Историческое развитие симметрии иглокожих: от первичной билатерально-асимметричной метамерии к пентамерии / Морфогенез

- в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 181–203.
- Рунперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д.* 2008. Зоология беспозвоночных: функциональные и эволюционные аспекты. Т. 3. Членистоногие. 496 с. Т. 4. Циклонейралии, щупальцевые и вторичноротые. 352 с. М.: Академия.
- Савельев С.* 2005. Происхождение мозга. М.: ВЕДИ. 368 с.
- Савельев С.* 2010. Возникновение мозга человека. М.: ВЕДИ. 324 с.
- Северцов А.Н.* 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л. 609 с.
- Шубин Н.* 2013. Вселенная внутри нас. М.: АСТ. 271 с.
- Федонкин М.А.* 2006. Две летописи жизни: опыт сопоставления (палеобиология и геномика о ранних этапах эволюции биосферы). <http://evolbiol.ru/fedonkin2006.htm>.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S.* et al. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // *Nature*. V. 387. P. 489–493.
- Ballard W.* 1981. Morphogenetic movements and fate maps of vertebrates // *Am. zool.* V. 21. P. 391–399.
- Cameron R.A., Rowen L., Nesbitt R.* et al. 2006. Unusual gene order and organization of the sea urchin Hox cluster // *J. exp. zool. (B)*. V. 306. P. 45–47.
- Caputi L., Borra M., Andreakis N.* et al. 2008. SNPs and Hox gene mapping in *Ciona intestinalis* // *BMC genomics*. V. 9. P. 39.
- Chenn A.* 2002. Making a bigger brain by regulating cell cycle exit // *Science*. V. 298. P. 766–767.
- Crisp A., Boschetti C., Perry M.* et al. 2015. Expression of multiple horizontally acquired genes is a hallmark of both vertebrate and invertebrate genomes // *Genome Biol.* V. 16. P. 50. <http://genomebiology.com/2015/16/1/50>
- David B., Mooi R.* 2014. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes // *EvoDevo*. V. 5 P. 22. <http://www.evodevojournal.com/content/5/1/22>
- Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A.* 1995. Origin of bilaterian body plans: evolution of developmental regulatory mechanisms // *Science*. V. 270. P. 1319–1325.
- Deutsch J.S., Mouchel-Vielh E.* 2003. Hox genes and the crustacean body plan // *BioAssays*. V. 25. P. 878–887.
- Duboule D.* 2007. The rise and fall of Hox gene clusters // *Development*. V. 134. P. 2549–2560.
- Evolving pathways key themes in evolutionary developmental biology. 2008 / Eds A. Minelli, G. Fusco.* Cambridge univ. press.
- Gould S.J.* 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge, Massachusetts, London, England: The Belknap press of Harvard univ. press. 1392 p.
- Hall B.K.* 1998. Germ layers and the germ-layer theory revisited: Primary and secondary germ layers, neural crest as a fourth germ layer, homology, demise of the germ-layer theory // *Evol. Biol.* V. 30 / Eds M.K. Hecht, R.J. MacIntaire, M.T. Clegg. N.-Y.: Plenum press. P. 121–186.
- Hall B.K.* 2000. The neural crest as a fourth germ layer and vertebrates as quadroblastic not triploblastic // *Evol. dev.* V. 2. P. 1–3.

- Hall B.K. 2008. The neural crest and neural crest cells: discovery and significance for theories of embryonic organization // *J. biosci.* V. 33. P. 781–793.
- Harvey P.H., Partridge L. 1987. Murderous mandibles and black holes in hymenopteran wasps // *Nature.* V. 326. 128–129.
- Hertel J., Stadler P.F. 2015. The expansion of animal microRNA families revisited // *Life.* V. 5. P. 905–920.
- Ikuta T., Yoshida N., Satoh N., Saiga H. 2004. *Ciona intestinalis* Hox gene cluster: its dispersed structure and residual colinear expression in development // *Proc. natl. acad. sci. USA.* V. 101. P. 15118–15123.
- Irie N., Kuratani S. 2011. Comparative transcriptome analysis reveals vertebrate phylotypic period during organogenesis // *Nat. commun.* V. 2. P. 248.
- Isaeva V.V. 2011. Pluripotent gametogenic stem cells of asexually reproducing invertebrates // *Embryonic stem cells – basic biology to bioengineering* / Ed. M. Kallos. Rijeka: Intech. P. 449–478.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V. 2008. Analysis situs of spatial-temporal architecture in biological morphogenesis / *Progress in math. biol. res.* Ed. J.T. Kelly. N.-Y.: Nova 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.
- Jacob F. 1977. Evolution and tinkering // *Science.* V. 196. P. 1161–1166.
- Kasyanov V.L. 2001. Reproductive strategy of marine Bivalves and Echinoderms. Enfield, NH, USA: Sci. publ. inc. 229 p.
- Kirschner M.W., Gerhart J.C. 2005. The plausibility of life. New Haven and London: Yale univ. press. 314 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. Geographical ecology. Princeton univ. press: Princeton. 203 p.
- McNamara K.J. 2002. Changing times, changing places: heterochrony and heterotopy // *Paleobiology.* V. 28. P. 551–558.
- Minelli A. 2003. The development of animal form // *Ontogeny, morphology, and evolution.* Cambridge univ. press: Cambridge e a. 323 p.
- Mooi R., David B. 2008. Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes // *Ann. rev. ecol. evol. S.* V. 39. P. 43–62.
- Moser E.I., Kropff E., Moser M.B. 2008. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system // *Ann. rev. neurosci.* V. 31. P. 69–89.
- Onai T., Irie N., Kuratani S. 2014. The evolutionary origin of the vertebrate body plan: the problem of head segmentation // *Ann. rev. genomics hum. genet.* 15:443–59.
- O'Keefe J. 1976. Place units in the hippocampus of the freely moving rat // *Exp. neurol.* V. 51. P. 78–109.
- Peterson K.J., Dietrich M.R., McPeck M.A. 2009. MicroRNAs and metazoan macroevolution: insights into canalization, complexity, and the Cambrian explosion // *Bioassays.* V. 31. P. 736–747.

- Putnam N.H., Butts T., Ferrier D.E.K.* et al. 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype // *Nature*. V. 453. P. 1064–1072.
- Ruppert E.E.* 1991. Introduction to the aschelminth phyla / *Microscopic anatomy of invertebrates*. Eds F.W. Harrison, E.E. Ruppert. V. 4. Aschelminths. Wiley-Liss, inc. P. 11–17.
- Ruppert E.E.* 1997. Introduction: microscopic anatomy of the notochord, heterochrony, and chordate evolution; Cephalochordata (Acrania) // *Microscopic anatomy of Invertebrates* / Eds F.W. Harrison, E.E. Ruppert. V. 15. Hemichordata, Chaetognatha, and the invertebrate Chordata. Wiley-Liss, inc. P. 1–13; 349–504.
- Sempere L.F., Cole C.N., McPeck M.A., Peterson K.J.* 2006. The phylogenetic distribution of metazoan microRNAs: insights into evolutionary complexity and constraint // *J. exp. zool. (Mol. dev. evol.)*. V. 306B. P. 575–588.
- Seo H.C., Edvardsen R.B., Maeland A.D.* et al. 2004. Hox cluster disintegration with persistent anteroposterior order of expression in *Oikopleura dioica* // *Nature*. V. 431. P. 67–71.
- Shiota K.* 2008. Embryology of the human brain // *Donald School J. Ultrasound Obstetr. Gynecol.* V. 2. P. 1–8.
- Shukalyuk A.I., Isaeva V.V.* 2013. Molecular signature and sub-cellular machinery of metazoan gametogenic stem cells // *Recent advances in germ cells res.* / Ed. A. Perrotte. Nova sci. publ. inc. P. 1–40.
- Slobodkin L.B.* 1964. The strategy of evolution // *Amer. sci.* V. 52. P. 342–257.
- Technau U., Genikhovich G., Kraus J.E.M.* 2015. Cnidaria // *Evolutionary developmental biology of invertebrates* / Ed. A. Wanninger. V. 1. Introduction, Non-Bilateria, Acoelomorpha, Xenoturbellidae, Chaetognatha. Springer: Wien e a. P. 115–164.
- Wheeler B.M., Heimberg A.M., Moy V.N.* et al. 2009. The deep evolution of metazoan microRNAs // *Evol. dev.* V. 11. P. 50–68.
- White J.G., Southgate E., Thomson J.N., Brenner S.* 1985. The structure of the nervous system of the nematode *C. elegans* // *Philos. trans. roy. soc. London*. V. 314. P. 1–340.
- Williams G.C.* 1992. *Natural selection: domains, levels, and challenges*. N.-Y., Oxford: Oxford univ. press. 206 pp.

Evolutionary gains and losses

V.V. Isaeva

Hox-cluster duplications, upgrading of the regulatory genetic system, the emergence of neuroectoderm, hollow neural tube and numerous populations of stem cells were key evolutionary acquisitions in Chordata. In the evolutionary line of chordates-vertebrates-mammals, display of neoteny as well as peramorphosis contributed to such aромorphic innovations as an increase in the body size and longevity, brain development, the emergence of extra-genomic system of information transmission and of the highest parental investment in an offspring. Radical reorganization of Hox-clusters, a small body size and other correlative features in Ecdysozoa and tunicates among Chordata represent the extreme expression of an alternative evolutionary trend with a predominance of progenesis.

УДК 56.017

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ИСТОРИЧЕСКОГО МОРФОГЕНЕЗА

И.С. Барсков

*Палеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка,
МГУ им. М.В. Ломоносова
is_barskov@mail.ru*

Одной из главных задач более, чем двухсотлетнего развития научной палеонтологии, было выявление таксономического разнообразия групп вымерших организмов различного ранга от видов до классов. Определенные итоги этого изучения были подведены в середине XX в. в мировых сводках (Основы палеонтологии, *Treatise on Invertebrate Paleontology*). В 70–80 гг. обобщением этих результатов стали работы Дж.Дж. Сепкоского и Д.М. Раупа (Raup, 1976; Raup, Sepkoski, 1982; Sepkoski, 1978, 1982, 1984, 2002), в которых были прослежены закономерности изменения (динамики) таксономического разнообразия морской биоты на протяжении фанерозоя. Установлена важная закономерность – повторяющиеся кратковременные в масштабе геологического времени интервалы резкого сокращения разнообразия, названные периодами массовых вымираний, а в тех случаях, когда вымирания захватывали значительную часть земной биоты, – **биотическими** или **экологическими кризисами**.

Эти интервалы истории Земли на протяжении последующих десятилетий стали едва ли не основными объектами палеонтологических исследований. Было показано, что к вымиранию могли приводить многие из крупнейших абиотических изменений геологической среды, связанные с земными – эвстатические, тектонические, вулканические, климатические пертурбации – или космическими причинами. Вымирания, как и диверсификация и рост разнообразия, являются неотъемлемым атрибутом исторического развития не только отдельных групп биологического мира, но и всей земной биоты целом.

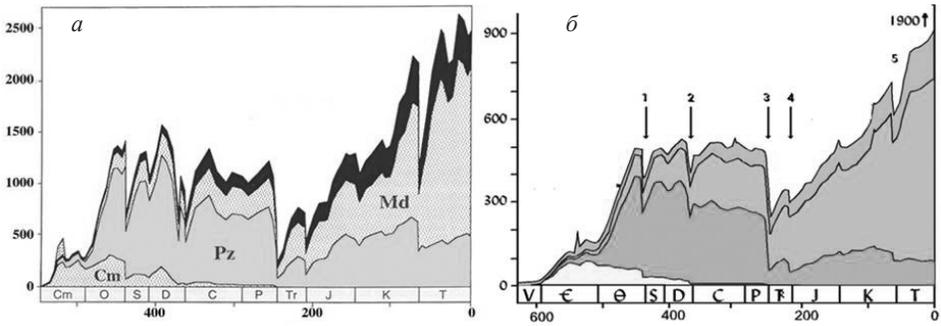


Рис. 1. Динамика разнообразия родов (а) и семейств (б) (по: Sepkovski, 1982, 2002).

Проблема вымирания и кризисов оказалась столь привлекательной, что именно с вымираниями связывалось и появление новых групп и повышение (рост) разнообразия в процессе исторического развития групп организмов и земной биоты в целом. Весьма распространилось и стало почти общепринятым мнение о том, что биотические кризисы (каковы бы ни были их причины) и связанные с ними массовые вымирания, а в конечном итоге – абиотические воздействия, являются основным фактором и движущей силой исторического морфогенеза органического мира. Вымирания стимулировали рост таксономического разнообразия (не обязательно связанный с биологическим прогрессом), появление новых морфологических признаков разного ранга и трендов, а в экологическом и биосферном плане – усложнение, удлинение трофических цепей, появление новых или дробление существовавших экологических ниш, адаптивных зон и дифференциацию экосистем.

Вместе с тем, этот подход представляется и односторонним, и недостаточным для объяснения многих аспектов динамики разнообразия биоты в геологическом прошлом.

Качественные и количественные морфогенетические изменения и колебания разнообразия в истории биоты обусловлены не только вымираниями. Последующее восстановление разнообразия и его рост не являются лишь эволюционной компенсацией вымирания. Существуют и внутренние биологические механизмы, регулирующие разнообразие.

Наиболее показательным примером того, что это так, является феномен «палеозойского плато», отчетливо выраженный на кривых Сепковского (рис. 1). На протяжении палеозоя «среднее» родовое и семейственное разнообразие оставалось в целом постоянным (около 1100 родов и 450 семейств). Вымирания как бы «контролировали» и «ограничивали» его рост. На мезо-кайнозойском этапе, несмотря на вымирания, по своему масштабу не менее разрушительные, чем в палеозое, рост разнообразия приобрел экспоненциальный характер.

Это несомненно показывает, что внутренние биологические механизмы (пусть пока неизвестные) влияли на то, как именно будут сказываться последствия массовых вымираний и экологических кризисов на последующую динамику разнообразия и на структуру биоты. Ниже будет предложен еще один вариант подхода к объяснению данного феномена.

Целью настоящей работы является попытка проанализировать закономерности появления новых таксонов, одинаковы ли они для таксонов разного ранга, обсудить, когда и как появлялись таксоны.

Для наших целей необходимо допустить, что принятая в биологической систематике иерархия таксонов адекватно отражает иерархическое устройство природы вообще и биологических систем, в частности, а не является искусственной конструкцией, созданной для упорядочения знаний и удобства изучения. Отсюда следует, что таксоны любого ранга (виды, роды, семейства, отряды) обладают системными свойствами и представляют собой реальные сущности (entity) органического мира - природные развивающиеся системы разного уровня. Не вдаваясь в философскую, гносеологическую и психологическую (Мейен, 1984; Павлинов, 1992) подоплеку такого решения, укажем только, что принятие иной точки зрения лишает смысла всякие исследования, касающиеся выявления закономерностей развития органического мира и биосферы. К выводу о реальности высших систематических категорий приходили многие исследователи (Медников, 1974; Шварц, 1976; Барсков, 1988; Шиманский, 1990, 1995; Марков, 1995; Марков, Наймарк, 1998 и др.). Признанием этого является, в частности, общепринятое подразделение эволюционного процесса на **микроэволюцию** и **макроэволюцию**. Первая имеет дело с необратимыми изменениями, происходящими на уровне видов, вторая – на уровне всех более высоких таксономических категорий. Несмотря на высказывающиеся сомнения в правомерности такого подразделения единого, как полагают, процесса, без такого разделения не были бы поняты многие закономерности развития биологического мира. Процессы микроэволюции, выяснению которых в XX в. посвящено огромное количество работ, не обуславливают напрямую тех процессов, которые принято называть макроэволюцией. Можно утверждать, что точно также закономерности эволюции биосферы, которая по существу является эволюцией сообществ и экосистем разного уровня не сводятся к макроэволюционным процессам. Разделение исследований на микроэволюционные и макроэволюционные это не только разные уровни изучения одного процесса эволюции. Это означает, что в появлении и исторической судьбе таксонов разного ранга, наряду с общими чертами, имеются закономерности, свойственные только таксонам данного ранга, которые не сводимы к закономерностям развития таксонов другого ранга. Логично полагать, что эти закономерности должны находить отражение и в особенностях динамики разнообразия и в филогенетических схемах для таксонов разного ранга.

Иерархия таксономических категорий, в общем, едина для всего биологического мира. Основные категории, узаконенные Международными кодексами зоологической, ботанической номенклатуры и номенклатуры бактерий, сопоставимо отражают уровни организации животного, растительного и бактериального царств. Различия в количестве подчиненных категорий: большее – для категорий выше семейства в зоологии, и большее для родовой и видовой группы – в ботанике и микробиологии, возможно связано не только с таксономическими традициями, но имеет и определенное содержательное экологическое значение (Барсков и др., 2005).

Обсуждая основные особенности исторического развития различных групп: развиваются ли они по «адаптивному» пути – «магистральные» группы, или «инадаптивному» пути – «латеральные» группы, В.Н. Шиманский (1990, 1995) предложил выделять следующие группы таксономических категорий. Микротаксоны – виды; мезотаксоны – рода; макротаксоны низшие – семейства, макротаксоны высшие – отряды; мегатаксоны низшие – классы, мегатаксоны высшие – типы.

Выделение этих групп проведено, в значительной мере, формально, просто в соответствии с основными категориями Кодексов, без экологического, экосистемного обоснования, за исключением того, что автор «считает род столь же объективной (во всяком случае в палеонтологии) группой, как и вид» (Шиманский, 1995, с. 36). Вместе с тем, такие обоснования имеются не только для родов. В этом случае, объединение таксономических категорий в группы будут немного иным.

Если считать, что таксономические категории представляют собой реальные природные системы, то в их ранжировании должна быть отражена адаптивная сущность каждой из категорий. Достаточно общепризнано, что в структуре экосистем виды и подвиды соответствуют адаптивным нишам: известно крылатое выражение: «один вид – одна ниша». Роды и семейства занимают адаптивную зону. Таксоны более высокого ранга – отряды, классы, типы впрямую не вписываются в экологическую классификацию и характеризуются как планы строения, или архетипы. Хотя некоторые черты архетипа могут рассматриваться как приспособительные, например, принципиальные признаки раковины, характерные для разделения моллюсков на классы. Двустворчатая раковина как адаптация к обитанию на исходно на мягких грунтах, гастропод – на твердых, хитонов – на каменистых, цефалопод – в пелагиали. В рамках архетипа таксоны более низкого ранга могут дифференцироваться по разным адаптивным зонам и нишам.

Таким образом, более логично выделять следующие категории таксонов. Микротаксоны – виды и подвиды, макротаксоны – роды и семейства, мегатаксоны – отряды, классы, типы. Если такое ранжирование отражает различные «свойства» реальных биологических систем, то оправданы не только само это подразделение, но возможность и необходимость

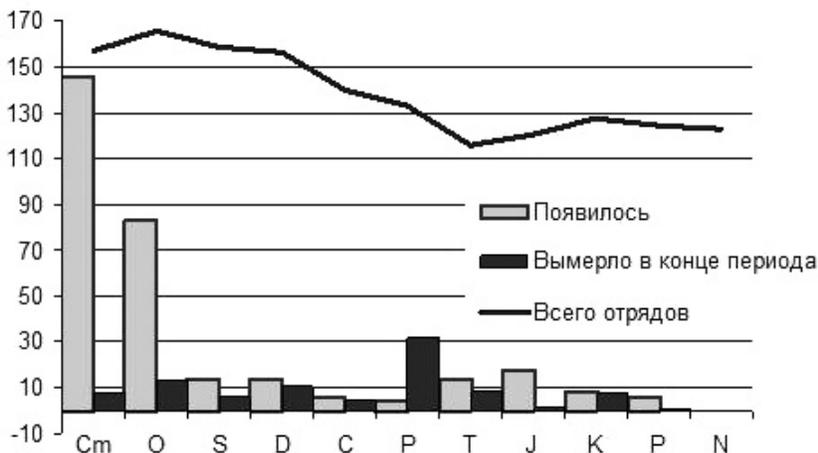


Рис. 2. Динамика разнообразия отрядов (по: Невеская, 1995).

раздельного изучения особенностей их появления и вымирания в геологическом прошлом.

Начиная с работ Д. Раупа и Дж. Сепкоского, количественные данные по динамике разнообразия таксонов видового, родового и семейственного ранга неоднократно обсуждались в литературе. Видовая схема (Raup, 1976) оказалась однозначно неприемлемой для познания истории биоты. Наиболее информативными признаны материалы по таксонам родового и семейственного ранга (Raup, Sepkoski, 1982; Sepkoski, 1978, 1982, 1984), которые хорошо известны (рис. 1).

Закономерности динамики разнообразия таксонов этого ранга одинаковы: падения в периоды кризисов и восстановление после них полностью совпадают по времени. Это однозначно указывает на их адаптивную природу, что позволяет рассматривать этот макроэволюционный процесс как адаптацию. Относительно исходно адаптивных причин микроэволюционных изменений мнения, как известно, неоднозначны (номогенез, преадаптация).

Количественные данные по динамике разнообразия групп отрядного ранга приведены Дж. Сепкоским (Sepkoski, 1978) и Л.А. Невеской (1995) (рис. 2). В работах Д. Эрвина и др. (Erwin, Valentine, Sepkoski, 1987) обсуждаются данные по геологической истории классов (рис. 3).

Как можно видеть, основной тренд в изменении разнообразия отрядов и классов кардинально отличается от такового родов и семейств. Главное различие состоит в том, что общее количество наивысших таксонов (разнообразии планов строения, архетипов) с течением времени уменьшалось, а не увеличивалось, т. е. «эволюционные судьбы» микро-, макро- и мегатаксонов были различными. Максимальное количество отрядов и типов

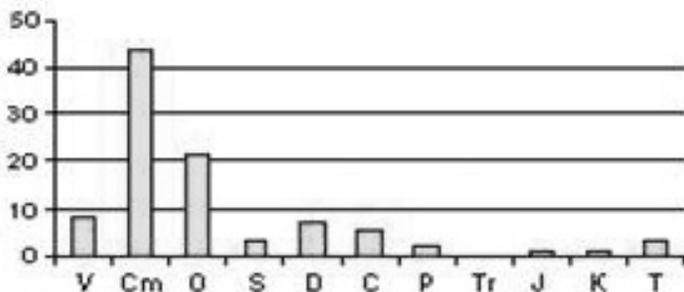


Рис. 3. Появление классов (по: Erwin et al., 1987).

(т. е. разнообразие планов строения) было в кембрии и ордовике), Это явление получило название «архаического разнообразия».

Таким образом, выделенные группы таксонов являются самостоятельными природными системами и обладают свойством эмерджентности: закономерности их развития не сводятся к закономерностям развития систем более низкого и более высокого ранга. Это, в частности, подтверждает правомерность проведенного выше ранжирования таксономических категорий с выделением трех их основных групп.

Таблица 1. Среднее число подчиненных таксонов в составе отрядов и семейств неаммоидных цефалопод в палеозое

Отдел	отряды	семейства	рода	сем./отр.	род/сем.	род/отр.
в. кембрий	4	8	36	2	4	8
н. ордовик	4	26	70	6	2.7	17.5
с. ордовик	6	19	69	3	3.63	11.5
в. ордовик	6	20	45	3.3	2.25	7.5
н. силур	3	10	29	3.3	2.9	10
в. силур	3	11	35	3.4	3	11
н. девон	2	9	14	4.5	1.55	7
с. девон	2	9	25	4.5	2.77	12.5
в. девон	2	7	12	3.5	1.71	6
н. карбон	1	6	10	3	1.66	10
с. карбон	1	6	8	3	1.33	8
н. пермь	1	4	8	2	2	8
в. пермь	1	4	5	2	1.25	5

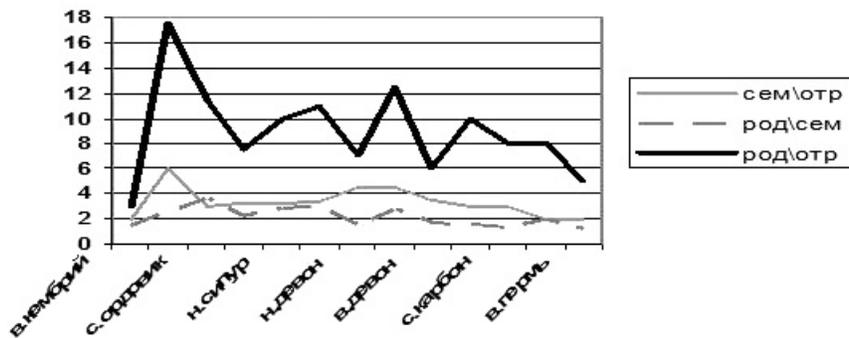


Рис. 4. Изменения числа подчиненных таксонов в 6 отрядах неаммоидных цефалопод в палеозое (ориг.).

Как можно видеть, массовые вымирания, столь сильно менявшие количественно и качественно разнообразие на уровне родов и семейств, очень незначительно (кроме границы между пермью и триасом) влияли на общий тренд изменения разнообразия на уровне отрядов и классов (рис. 2, 3). Общее понижение разнообразия архетипов, не было обусловлено массовыми вымираниями. Появление новых групп отрядного и более высокого ранга не было ответом на массовые вымирания. Максимумы их появления приходятся не на силур (после массового вымирания конца ордовика), не на триас (после великого пермского вымирания) и не на палеоген, а на девон и на юру. Создается впечатление, что появление новых планов строения не следует за вымираниями, а предшествует и подготавливает вымирания.

Одной из характеристик таксонов любого ранга является его структура – количество подчиненных таксонов, входящих в его состав. Хорошо известна общая закономерность, выраженная в так называемой «кривой таксономиста». Так в составе отряда имеется много семейств, представленных небольшим количеством родов, тогда как большое количество родов характерно для малого количества семейств.

Представляет интерес посмотреть, как менялось среднее число родов в составе семейств и отрядов на протяжении истории развития таксонов. Ниже приведены данные по динамике среднего числа семейств в отрядах и родов в составе семейств и родов в составе отрядов неаммоидных цефалопод по эпохам палеозоя (табл. 1, рис. 4), а также те же данные по палеозойским аммонитам по ярусам (рис. 5).

Если считать, что приведенные материалы по динамике разнообразия таксонов разного ранга соответствуют действительности, то можно сделать еще один вывод о закономерностях исторического морфогенеза эволюции.

Как указывалось выше, на протяжении геологического времени количество таксонов высшего ранга уменьшалось, количество семейств и ро-

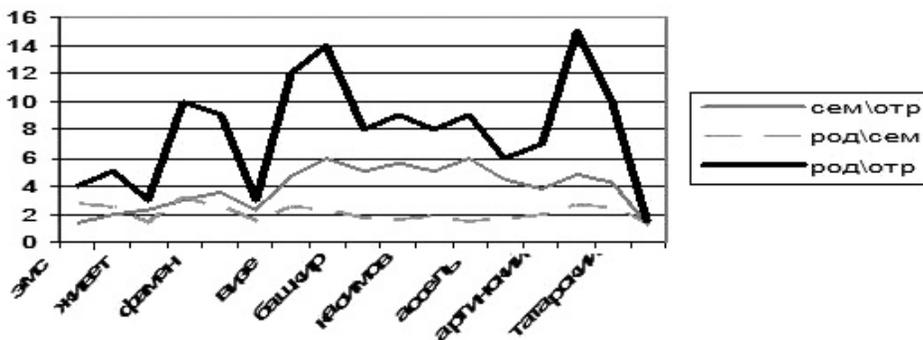


Рис. 5. Изменение числа подчиненных таксонов аммоноидей в палеозое (ориг., по: Богословский и др., 1962).

дов, несмотря на кратковременные моменты массовых вымираний, увеличивалось. В принципе, это должно означать, что в пределах мегатаксонов количество подчиненных таксонов (макротаксонов семейств и родов) увеличивалось. Прослеживание на имеющихся материалах (табл. 2, рис. 6) этих изменений на протяжении геологического времени показывает интересную закономерность.

В составе всей морской биоты среднее количество родов в составе семейств остается практически постоянным. Количество семейств в составе отрядов постоянно на протяжении палеозоя, понижается в триаса и далее повышается. С этого же времени начинается увеличение количества родов в составе отрядов. Это, очевидно, объясняет закономерность

Таблица 2. Среднее число подчиненных таксонов в составе отрядов и семейств в морской биоте фанерозоя (по: Sepkovski. 2002 и др.)

Периоды	Отряды	Семейства	Рода	Сем./отр.	Рода/отр.	Род/сем.
См	157	180	260	1.14	1.65	1.44
О	165	500	1350	3.03	8.18	2.7
S	158	500	1300	3.16	8.23	2.6
D	156	520	1550	3.33	9.93	2.98
С	140	520	1300	3.74	9.29	2.5
Р	133	490	1200	3.68	9.02	2.45
Т	116	330	750	2.84	6.47	2.27
J	120	500	1250	4.16	10.41	2.5
К	127	700	2200	5.51	17.32	3.14
Р	124	800	2400	6.45	19.35	3

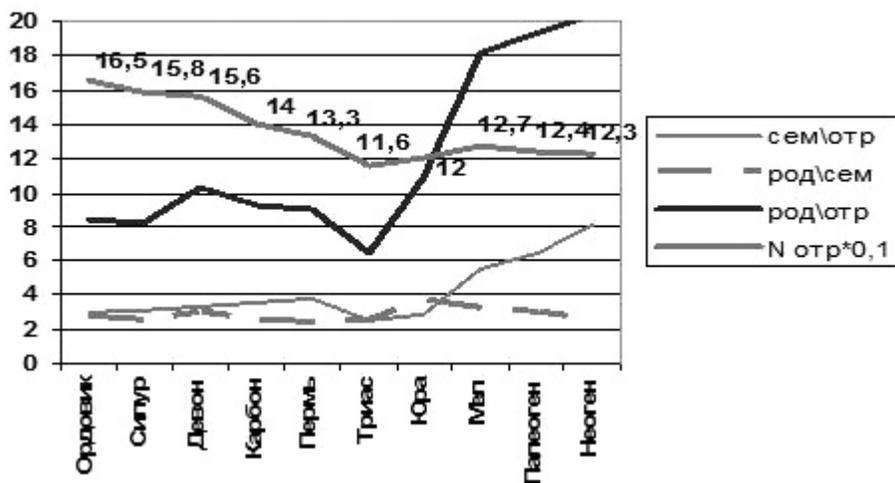


Рис. 6. Среднее число подчиненных таксонов в составе отрядов и семейств в морской биоте фанерозоя (по: Sepkovski, 2002 и др.).

динамики разнообразия родов и семейств, выраженную в наличии «палеозойского плато» и последующего за пермских кризисом экспоненциального роста разнообразия.

Приведенные данные иллюстрируют, что происходило с таксонами различного ранга на протяжении времени их существования. Несомненный интерес может представлять то, как это происходило. Исходным материалом для этого является анализ филогенетических схем. Но это тема другой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С. 1988. Морфофункциональный анализ спирально свернутой раковины головоногих моллюсков // Совр. палеонтология. М.: Недра. Т. 1. С. 139–159.
- Барсков И.С., Янин Б.Т., Кузнецова Т.В. 2004. Палеонтологические описания и номенклатура. М.: Изд-во Моск. ун-та. 93 с.
- Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е. 1962. Надотряд *Ammonoidea*. Систематическая часть. Основы палеонтологии. Моллюски – Головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 334–409.
- Марков А.В. 1996. Надвидовой таксон как система: модель эволюционного взаимодействия филумов. Современная систематика. Методологические аспекты. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 213–238.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б. 1988. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: ГЕОС. 318 с.
- Медников Б.М. 1974. О реальности высших систематических категорий // Журн. общ. биол. № 5. С. 659–665.

- Мейен С.В.* 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. В кн.: Системность в биологии. М.: Наука. С. 7–32.
- Невеская Л.А.* 1995. Динамика таксономического разнообразия морских беспозвоночных в фанерозое. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. С. 16–29.
- Павлинов И.Я.* 1992. Есть ли биологический вид, или в чем вред систематики? // Журн. общ. биол. Т. 53. № 5. С. 757–767.
- Шварц С.С.* 1976. К методологии исследования макроэволюционного процесса // Научн. тр. Моск. вет. акад. М. Вып. 84. С. 11–25.
- Шиманский В.Н.* 1990. Критерии высших таксонов. Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука. С. 13–19.
- Шиманский В.Н.* 1995. Латеральные группы при «кризисных» ситуациях в развитии биоты. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. С. 35–36.
- Erwin D.H., Valentine J.W., Sepkoski J.J.* 1987. A comparative study of diversification events: the Early Paleozoic versus the Mesozoic // *Evolution*. V. 41. P. 1177–1186.
- Raup D.M.* 1976. Species diversity in the Phanerozoic // *Paleobiology*. V. 2. N 4. P. 278–297.
- Raup D.M., Sepkoski J.J.Jr.* 1982. Mass extinction in the marine fossil record // *Science*. V. 215. N 4539. P. 1501–1503.
- Sepkoski J.J.Jr.* 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, I. Analysis of marine orders // *Paleobiology*. V. 4. N 5. P. 223–251.
- Sepkoski J.J.Jr.* 1982. A compilation of fossil marine families // *Mikwaukee publ. mus. contr. biol., geol.* V. 51. 125 pp.
- Sepkoski J.J.Jr.* 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, III. Post Paleozoic families and mass extinctions // *Paleobiology*. 10: 246–267.
- Sepkoski J.J.Jr.* 2002. A compendium of fossil marine animal genera // *Bull. amer. paleontol.* N 363. 563 pp.

On some features of historical morphogenesis

I.S. Barskov

Analysis of the diversity dynamics and phylogenetic schemes of the different taxons (from species up to classes) shows the different ranges taxons evolved as separate integral natural systems. The main trends in the diversity dynamics of classes and orders are quite different from those of genera and families. Diversity dynamics of genera and families reflects an adaptive essence in the evolution of these taxons. About five short intervals of mass appearances of genera and families took place in the Phanerozoic. Classes and order taxonomic level characterizes the archetypes of these groups and their diversity in evolution. Their appearance are not connected with mass extinction and changes in abiotic environment.

УДК 591.392

СТАБИЛИЗАЦИЯ РАЗВИТИЯ БЕЗ УЧАСТИЯ СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА

В.Г. Черданцев, О.В. Григорьева

*Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции
vgcherdantsev@yandex.ru*

Стабилизацию (канализацию) изменчивости развития принято связывать с действием стабилизирующего отбора, пренебрегая более простыми объяснениями, естественно вытекающими из механики морфогенеза. Модельным примером может служить эволюция ветвления одноклеточных волосков у растений рода *Draba*, где канализация изменчивости прослеживается в эволюции филогенетически отдаленных групп рода при очевидной селективной нейтральности формы волоска. Ветвление, усложняющее форму клеточной оболочки, является не предметом отбора, а физическим следствием роста клетки, компенсирующим рост внутреннего давления при увеличении отношения объема клетки к площади ее поверхности. В начале эволюции развитие волоска нельзя считать индивидуальным развитием, так как речь идет о действии морфогенетического алгоритма, формирующего только модули структуры, пространственно-временной порядок которых случаен, либо определяется условиями развития. Причиной возникновения и последующей канализации онтогенеза является фиксация гетерохроний, когда компоненты первоначально одного и того же изменения формы разобщаются во времени, и одна из них становится темп лимитирующей компонентой всего формообразования. При фиксации гетерохроний возникает линейная последовательность стадий развития структуры как целого, где более ранние стадии развития возникают на более поздних стадиях эволюции.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ УОДДИНГТОНА VS АДАПТИВНЫЙ ЛАНДШАФТ РАЙТА

Широко известные наглядные представления индивидуального развития в виде эпигенетического (Waddington, 1940), а эволюции в виде адаптивного ландшафта (Wright, 1932) не просто похожи, а математически идентичны. В обоих случаях перед нами изображение обобщенного

рельефа потенциальной функции со стандартным набором особенностей – вершин, котловин и перевалов. Система движется вверх (в адаптивном ландшафте) или вниз (в эпигенетическом ландшафте) по градиенту этой функции, а сам ее рельеф изменяется за счет изменения ее параметров. Вопрос, является ли такое сходство чисто математическим, или же имеет биологический смысл, далеко не ясен и очень важен для оценки действия стабилизирующего отбора и его роли в канализации изменчивости. Стабилизирующим отбором принято, например, объяснять устойчивость дикого типа (Waddington, 1940, 1972; Шмальгаузен, 1946, 1969) – то, что Уоддингтон называл креодом нормального развития. Канализация изменчивости проявляется, во-первых, в том, что частотное распределение количественного признака имеет положительный эксцесс, во-вторых, в том, что зависимость эффекта генов от их дозы является нелинейной – в области значений признака, соответствующих дикому типу, эффект генов практически не зависит от их дозы. Классическим примером считается развитие четырех щетинок (макрохет) по углам skutellума у дрозофилы – увеличение или уменьшение их числа случается гораздо реже, чем было бы при нормальном распределении этого признака, а в области четырех щетинок их число и расположение остаются неизменными в широком диапазоне вариаций дозы генов *scute* (Waddington, 1972). Естественно предположить, что данный креод – одна из котловин эпигенетического ландшафта – совпадает с одной из вершин адаптивного ландшафта. В таком предположении, говоря кратко, и состоит суть концепции стабилизирующего отбора.

Дело, однако, в том, что в приведенном примере четыре щетинки являются не единственным креодом – аналогичный креод возникает, когда число щетинок равно восьми. Столько щетинок никогда не встречается у мух в природных популяциях, а значит, второй креод не мог быть объектом стабилизирующего, или какого-нибудь иного отбора. В то же время, только в случаях, когда число щетинок равно четырем или восьми, они расположены в строго определенных точках skutellума на равном расстоянии друг от друга, а при любом ином числе щетинок их расположение варьирует независимо от их числа (Waddington, 1972). При образовании четырех или восьми щетинок устанавливается связь между числом щетинок и формой skutellума, отсутствующая в остальных случаях, а из этого следует, что канализация изменчивости является прямым следствием механизма развития skutеллярных щетинок. Значит, по крайней мере один из креодов (восемь щетинок) вообще не связан с адаптивным ландшафтом.

Со стабилизирующим отбором часто ассоциируется наследственная фиксация модификаций (Шмальгаузен, 1946), или, что то же самое, генетическая ассимиляция признаков (Waddington, 1961). Строго говоря, в этих случаях речь идет не о стабилизации, а об изменении дикого типа, а значит, о направленном отборе его модификаций с их последующей стабили-

зацией. Дело, однако, в том, что фиксировать модификацию можно путем изменения развития на стадиях, предшествующих ее возникновению, и тогда новый фенотип действительно становится новым креодом развития (Шишкин, 1984). В принципе можно допустить, что новый креод создается точно так же, как создавался исходный дикий тип, который когда-то тоже мог быть модификацией, и в этом случае возникновение нового креода равнозначно возникновению новой вершины адаптивного ландшафта.

Два обстоятельства заставляют усомниться в этой соблазнительно ясной и логически непротиворечивой картине адаптивной эволюции онтогенеза. Во-первых, фиксация нового фенотипа вовсе не обязательно ведет к возникновению нового креода развития. Для стерноплевральных щетинок (микрочеты) связь между дозой генов и их эффектом оказывается вполне линейной, что не мешает разным популяциям фиксировать и устойчиво воспроизводить разное число стерноплевральных щетинок (Gurganus et al., 1998). Разница со skutеллярными щетинками заключается просто в отсутствии морфогенетического механизма, связывающего число щетинок с их пространственным распределением. Создание нового креода подразумевало бы изменение механизма развития щетинок, но вместо этого, с помощью подбора генов, сужается диапазон изменчивости размеров тела на имагинальной стадии развития, без изменения развития на предшествующих по времени стадиях.

Во-вторых, возникновение более ранних стадий развития структуры на более поздних этапах ее эволюции (Шишкин, 1984), т. е., формирование устойчивого пути онтогенеза структуры *после* ее возникновения, является настолько универсальной модой эволюции онтогенеза, что ее вообще трудно связать с конкретными направлениями отбора (Cherdantsev et al., 1996; Cherdantsev, 2014). Морфогенез сам включает в себе возможность направленной эволюции просто потому, что различия между областями, возникающие в ходе морфогенеза, важнее признаков, отмечающих эти различия. При любом направлении отбора признаков, характеризующих данную область, но функционально не связанных с развитием и не влияющим на его приспособленность, один из признаков – не важно какой – может появляться раньше других, и этого достаточно для того, чтобы вся область развивалась в том месте, где он появился. Возникает последовательность стадий развития области, отсутствовавшая на более раннем этапе эволюции, и отбор в обратном направлении невозможен именно потому, что появление этой последовательности не было связано с изменением приспособленности – развитие ничего не выиграло (но и не проиграло) от ее появления. Значит, новый креод может возникать без изменения адаптивного ландшафта.

Ниже мы рассмотрим модельный пример эволюции морфогенеза – эволюцию ветвления одноклеточных волосков (трихом) у растений рода *Draba* (крупки). На этой модели формирование последовательности стадий

развития волоска и, как следствие, канализация изменчивости – переход от непрерывной изменчивости количественных морфологических признаков к дискретным каналам развития волосковых клеток – прослеживаются в эволюции филогенетически отдаленных групп рода при очевидной селективной нейтральности морфологических различий. Мы попытаемся показать, что организация изменчивости и ее эволюция (или же ее отсутствие) – прямое следствие механики морфогенеза волосковой клетки. Онтогенез волоска возникает независимо от его вклада в общую приспособленность, что делает излишней гипотезу стабилизирующего отбора.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЛОСКОВ: ОТСУТСТВИЕ АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

У *Arabidopsis*, модельного объекта, служащего, в частности, и для изучения развития волосковых клеток, морфогенез волоска начинается с роста объема и площади эпидермальных клеток с волосковой детерминацией, переходящих от обычных митозов к эндоредупликации. К ней же переходят и остальные эпидермальные клетки листового зачатка (за исключением клеток устьиц), но позже и с меньшим числом эндоредупликационных циклов (Edgar, Orr-Weaver, 2001; Wagner et al., 2004; Ishida et al., 2008). Гистогенез волосковых клеток типичен для эпидермиса, и их образование можно рассматривать как его терминальную фазу. Выбор клеток, образующих волоски, по-видимому, случаен и точно следует классическому сценарию самоорганизации в реакционно-диффузионной системе с близкодействующим активатором и дальнедействующим ингибитором (Larkin et al., 1996). Любая клетка эпидермиса может стать волосковой клеткой при случайной положительной флюктуации продукта гена *gl1* (транскрипционного фактора), активирующего его собственную транскрипцию и транскрипцию других генов, в частности, гена *try*, продукт которого блокирует *gl1* и быстро переносится в соседние клетки. Именно поэтому, при прочих равных условиях, не все клетки эпидермиса становятся волосковыми клетками.

Согласно одной из гипотез (Ishida et al., 2008), одноклеточные волоски происходят от многоклеточных волосков, когда обычные митозы замещаются эндомитозами. Но даже если допустить, что одноклеточные волоски продолжают нести какую-то функцию, например, помогают эпидермису удерживать влагу, то функциональное значение скорее может иметь густота опушения (плотность расположения волосков), чем форма ветвления каждого отдельного волоска. У крупнок (Черданцев, Григорьева, 2010а, б) волоски в основном развиваются не на верхней, как у *Arabidopsis*, а на нижней стороне листа, но волосковые клетки выглядят точно так же, отличаясь от окружающих эпидермальных клеток выпуклой формой и более крупными размерами, свидетельствующими о начале эндоредупликации с соответствующим приростом площади и объема клетки (рис. 1а, б).

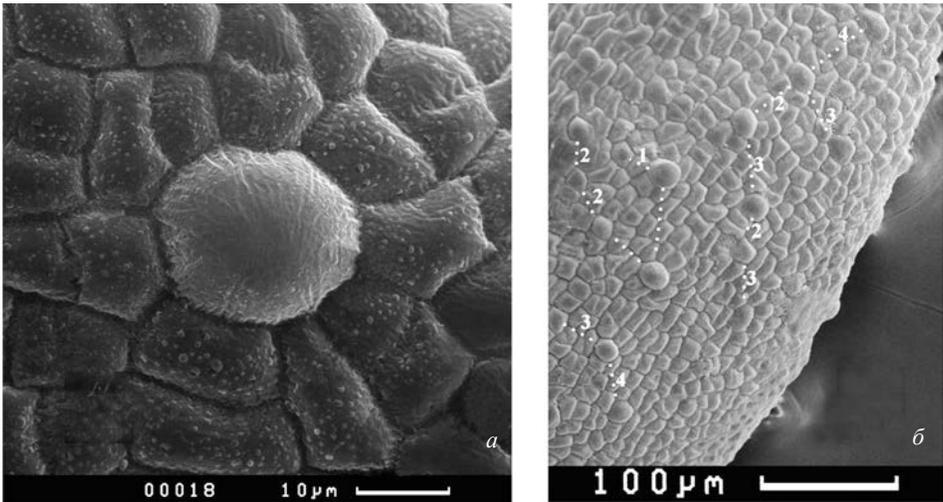


Рис. 1. Волосковая клетка *D. daurica* в начале морфогенеза (а) и распределение волосковых клеток на листовом зачатке у *D. borealis* (б): цифры – число эпидермальных клеток между ближайшими друг к другу волосковыми клетками.

У всех изученных видов крупок, имеющих совершенно разные волоски, частотные распределения расстояний между соседними волосковыми клетками остаются нормальными с модой, равной трем-четырем клеточным диаметрам, такой же, как у *Arabidopsis*. Нет даже намека на канализацию изменчивости распределения волосковых клеток. Дело здесь не только в низкой функциональной нагрузке опушения, но и в том, что реакционно-диффузионная система, управляющая дифференцировкой волосковых клеток, не позволяет отдельно регулировать концентрацию активатора (продукта гена *gl1*) и ингибитора (продукта гена *try*), что было бы необходимо для изменения доли волосковых клеток в эпидермисе. Она зависит, в первую очередь, от продолжительности периода пролиферативного роста (включая эндоредупликацию), общего для всех эпидермальных клеток листового зачатка (Григорьева, 2013). Отсутствие канализации оказывается следствием самого механизма гистогенеза.

ПЛАСТИЧНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА И КОНСЕРВАТИВНОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК

«Типичную видовую форму» волоска любого вида крупок можно представить только в виде серии форм ветвления, встречающихся, как правило, у одного и того же растения на одной и той же листовой пластинке (Черданцев, Григорьева, 2010б; Cherdantsev, Grigorieva, 2012, рис. 2). Поскольку основным источником морфологического разнообразия волосков является внутрииндивидуальная изменчивость, когда каждая волосковая клетка индивидуально реагирует на условия своего развития, можно говорить об онтогенезе волоска, понимая онтогенез просто как последовательность из-

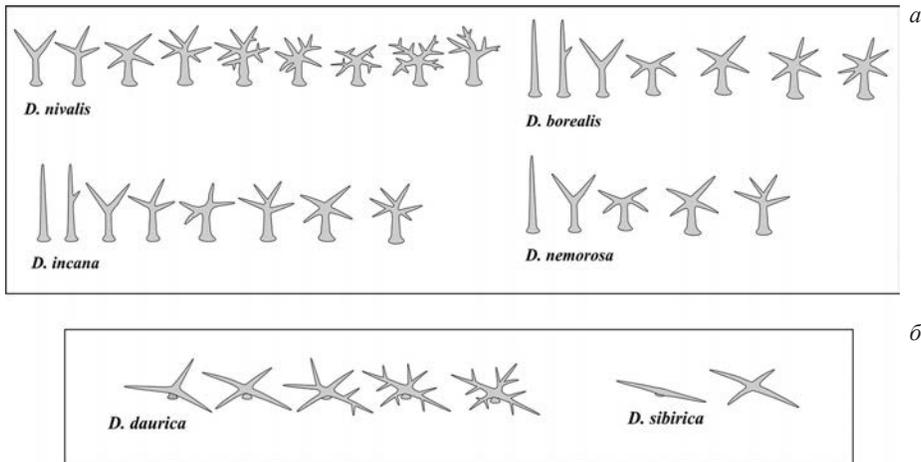


Рис. 2. Нормальная (внутрииндивидуальная) изменчивость волосков: *a* – с длинной и *б* – с короткой ножкой.

менений, происходящих с волосковой клеткой в промежутке между ее появлением и образованием из нее волоска с завершенным ветвлением. Представленным на рис. 2 двум типам волосков – с длинной и короткой ножкой – соответствуют два разных типа онтогенеза.

Два типа онтогенеза волосков

Развитие волосков с длинной ножкой начинается с образования куполообразного выпячивания апикальной поверхности волосковой клетки (рис. 3*a*). Апикальный купол принимает форму U-образной трубки – цилиндра с округлым апексом (рис. 3*б*). Далее апикальная поверхность U-образной трубки образует второй вырост – вторую U-образную трубку меньшего диаметра, наклоненную в сторону дистального края листового зачатка (рис. 3*в*). Это первое проявление латеральной полярности воло-

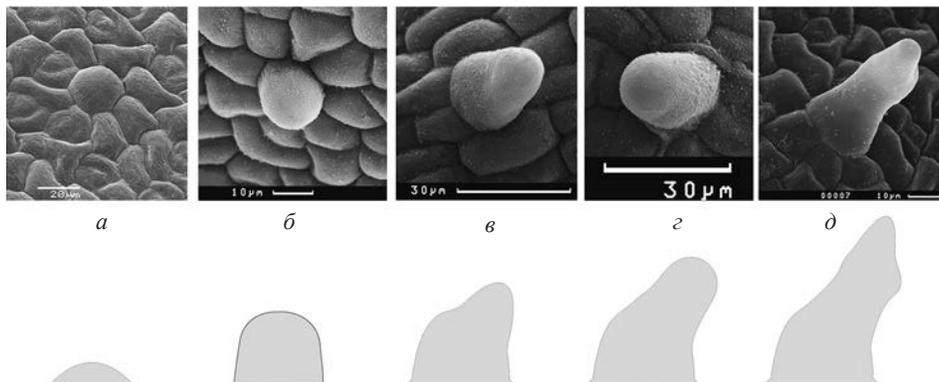


Рис. 3. Развитие волосков с длинной ножкой у *D. borealis*.

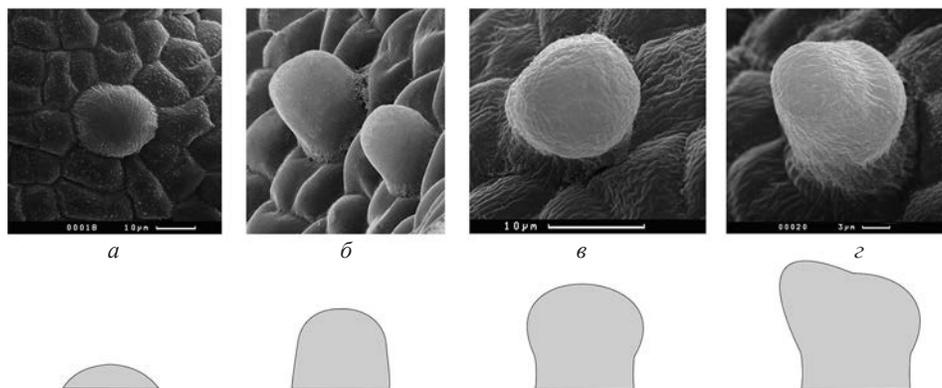


Рис. 4. Развитие волосков с короткой ножкой у *D. daurica*.

ска, т. е., ориентации его роста вдоль оси листового зачатка (Cherdantsev, Grigorieva, 2012). Первая и вторая U-образная трубка вместе формируют длинную цилиндрическую ножку волоска, а ветви (лучи) волоска образуются только из апикальной поверхности (зоны роста волоска) после ее латерального расширения (рис. 3з). Зачатки лучей образуются последовательно или одновременно в виде очередной серии U-образных трубок (первая такая трубка изображена на рис. 3д) меньшего диаметра, чем U-образные трубки предшествующих серий.

Развитие волосков с короткой ножкой тоже начинается с образования апикального купола (рис. 4а), который превращается в U-образную трубку (рис. 4б), но ее диаметр больше, а стадия образования второй U-образной трубки отсутствует, из-за чего ножка волоска и получается более короткой. Латеральное расширение апекса превращает его в геометрически правильный эллипсоид вращения (рис. 4в), на полюсах которого развиваются зачатки лучей – новые U-образные трубки (рис. 4г). Латеральная полярность проявляется уже при латеральном расширении апекса (ср. рис. 4в, г): один из его полюсов, обращенный к проксимальному краю листового зачатка, имеет меньший диаметр и быстрее превращается в зачаток луча.

Изменчивость в обеих группах (см. рис. 2) складывается из изменчивости числа первичных лучей и их расположения относительно оси (ножки) волоска, зависящего от очередности их появления. Существенный вклад в индивидуальную изменчивость и межвидовые различия вносит вторичное ветвление первичных зачатков лучей, вероятность которого у одних видов (*D. nivalis* и *D. daurica*, см. рис. 2) близка к единице, у других (*D. sibirica*, см. рис. 2) – к нулю (подробнее см. Черданцев, Григорьева, 2010б). Вторичное ветвление, образующее лучи второго и более высоких (вплоть до четвертого) порядков в точности повторяет схему образования первичных лучей, но диаметр исходной U-образной трубки меньше, и при ее расщеплении обычно образуется не более двух дочерних трубок. Как для вто-

ричного, так и для первичного ветвления латеральное расширение апекса обязательно. Без него апекс вытягивается вдоль оси U-образной трубки, заостряется, и получается неразветвленный луч волоска (вместо вторичного ветвления), или однолучевой волосок.

Однолучевые (простые) волоски входят в спектр нормальной изменчивости волосков обеих групп, и замечательно, что несмотря на полную редукцию ветвления, в обеих группах сохраняется свойственный им онтогенез волоска, с наличием или отсутствием стадии второй U-образной трубки. Это хотя и косвенный, но веский довод в пользу генетической детерминации описанных типов онтогенеза.

Онтогенез и морфогенез

Легко заметить, что различия в организации развития волосков двух типов касаются только пространственно-временного порядка формообразования, между тем как сами формы и переходы между ними остаются неизменными, независимо от морфологического типа и видовой принадлежности волоска. Если отвлечься от глобальной пространственно-временной организации развития и следить только за локальными изменениями формы, то весь морфогенез сводится к циклическому чередованию всего двух форм клеточной поверхности – сферического купола и U-образной трубки, повторяющихся на разных стадиях развития волоска и в разных его участках. Ветвление – первичное или вторичное – начинается с выпячивания поверхности, стремящейся принять форму сегмента сферы, который может соответствовать апикальному куполу волосковой клетки, или же округлому апексу U-образной трубки, не важно, какой по счету. Сегменты сфер образуют U-образные трубки, сферический апекс которых выделяет сегменты новых сфер, образующих новые U-образные трубки. Таким образом, на уровне фрагмента клеточной поверхности возникает устойчивый алгоритм циклического изменения формы поверхности: сферический сегмент → U-образная трубка → сферический сегмент.

Действие морфогенетического алгоритма, лежащего в основе онтогенеза волоска, не зависит ни от стадии развития волосковой клетки, ни от положения фрагмента поверхности в каких-либо координатах – оно зависит только от его геометрической формы, увеличивая кривизну слабо искривленной, и уменьшая кривизну сильно искривленной поверхности. Единственной причиной, по которой на основе циклического алгоритма может разворачиваться линейная последовательность развития одной и той же структуры, являются бифуркации. Фрагмент увеличивает кривизну своей поверхности и стремится стать сегментом сферы, но когда высота сегмента приближается к его радиусу, сферическая форма утрачивает устойчивость. Возникает обусловленный геометрией выбор между дальнейшим ростом кривизны с уменьшением площади зоны роста и образованием части структуры (луча волоска), или же латеральным расширением зоны ро-

ста с уменьшением кривизны ее поверхности – образованием U-образной трубки, т. е., продолжением развития структуры как целого. Если такой выбор случаен – каким, например, может быть выбор между заострением и вторичным ветвлением луча волоска – то морфогенез ведет лишь к образованию модулей структуры, но не к ее индивидуальному развитию. Оно становится индивидуальным, т. е., онтогенезом, лишь по мере того как направление бифуркации попадает в зависимость от предшествующих по времени стадий и (или) условий развития, общих для всей структуры.

Эволюция онтогенеза волоска и канализация изменчивости

По сравнению с волосками с длинной ножкой, развитие волосков с короткой ножкой упрощается, и возрастает сходство между ранними стадиями развития волоска и его дефинитивной формой – это, если следовать логике и терминологии теории стабилизирующего отбора, следует считать проявлением рационализации развития (Шмальгаузен, 1969). В развитии волосков с длинной ножкой рост оси волоска продолжается одновременно с латеральным расширением апекса (рис. 3), а у волосков с короткой ножкой эти процессы четко разделены во времени и пространстве. С началом латерального расширения рост оси волоска прекращается (рис. 4), и все лучи (иногда за исключением первого луча) располагаются в плоскости, перпендикулярной этой оси.

Канализация развития, ведущая к сокращению и упорядочению изменчивости, прослеживается и в пределах каждой из выделенных групп волосков (рис. 2). По молекулярным и морфологическим данным (Beilstein et

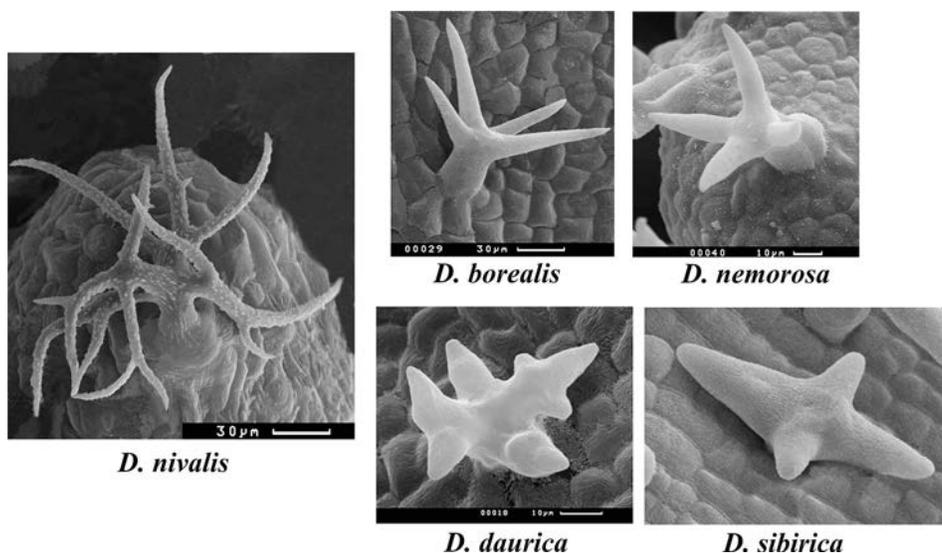


Рис. 5. Морфология волосков плезиоморфного (*D. nivalis*) и апоморфных видов рода *Draba*.

al., 2006), у крупок ближе всего к предковым формам рода стоит *D. nivalis*. Об отсутствии настоящего онтогенеза говорит то, что части (ветви) волоска являются, в сущности, уменьшенными копиями целого волоска, тогда как у апоморфных видов ветвь волоска, даже если она вторично ветвится, является модификацией целого волоска, но не его копией (рис. 5).

Развитие волосков *D. nivalis* крайне изменчиво, а сама изменчивость «вырождена» в том смысле, что многие варианты ветвления, хорошо различимые в начале развития, ведут к образованию одних и тех же форм волоска. Многие выросты образуют лучи, уникальные для данного волоска и не имеющие сериальных гомологов. Первичное ветвление идет самыми разными путями без определенного пространственно-временного порядка (рис. 6а). В итоге индивидуальная (внутрииндивидуальная) изменчивость включает в себя практически все варианты развития волосков с длинной ножкой, наблюдаемые у других видов крупок. Из-за неразделенности латерального расширения апекса и его роста вдоль оси волоска разные лучи располагаются на разной высоте, придавая волоску древовидную форму, всегда считавшуюся наиболее примитивной (Beilstein et al., 2006). Стабилизация развития волосков, ясно прослеживаемая в серии *D. nivalis* → *D. incana* → *D. borealis* → *D. nemorosa* (рис. 3), связана, прежде всего, с исчезновением ложных или уникальных зачатков лучей, т. е., с уменьшением темпов роста клеточной поверхности. Образование двух первичных зачатков лучей, расположенных на противоположных латеральных полюсах клетки, становится почти обязательной промежуточной стадией ветвления апекса, и древовидная форма волоска постепенно замещается крестообразной или звездчатой формой. У *D. nemorosa*, благодаря регулярному чередованию периодов дифференцировки лучей с периодами латерального роста поверхности апекса, возникает настоящая последовательность стадий нормального развития четырех зачатков лучей, не нарушаемая даже вторичным ветвлением одного из этих зачатков (рис. 6б).

Стабилизация онтогенеза и канализация изменчивости в группе волосков с короткой ножкой идет по пути, намеченному уже самим возникновением волосков этой группы. У *D. daurica* длина ножки варьирует из-за вариаций доли апикальной поверхности волосковой клетки, участвующей в формировании апикального купола. У *D. sibirica*, единственного вида крупок, образующего характерные только для него волоски («мальпигиевые» волоски), в образовании апикального купола участвует практически вся эта поверхность, из-за чего ножка волоска максимально укорачивается, а отношение площади поверхности апекса к его объему возрастает. Четыре зачатка первичных лучей возникают в том же порядке, что у *D. nemorosa*, но основанном не на эпиморфозе, т. е., чередовании периодов роста и дифференцировки, а на морфаллаксисе, т. е., одновременной дифференцировке участков апекса после его латерального расширения (рис. 7а). Прямым

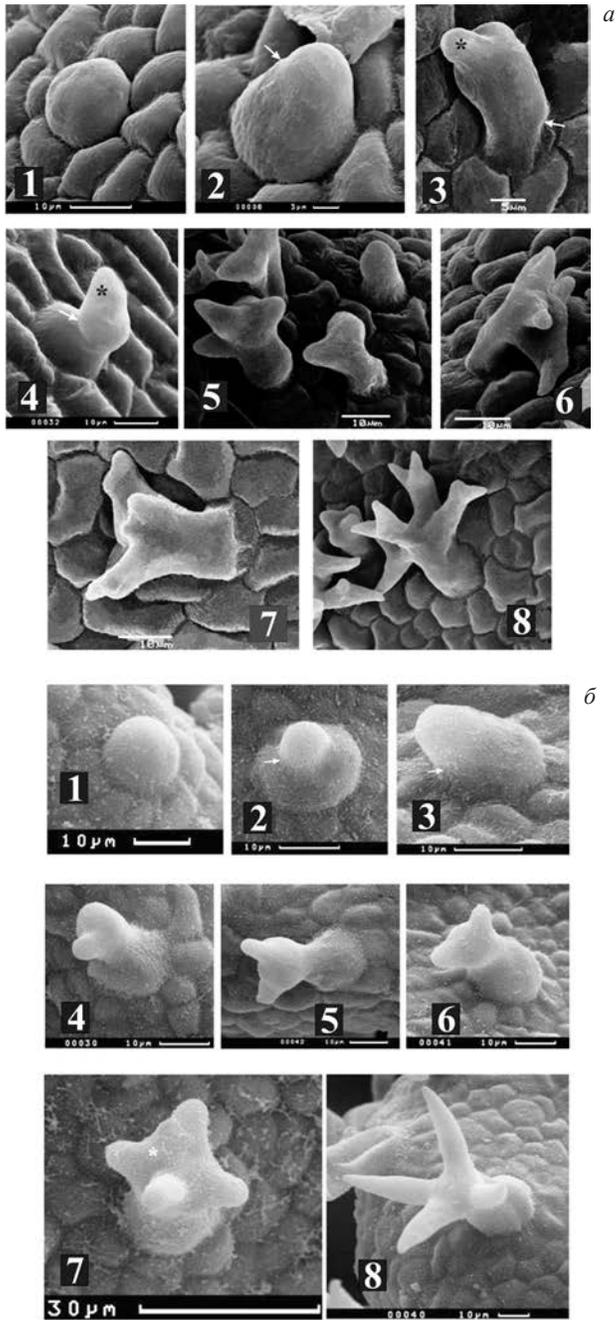


Рис. 6. Разветвленная сеть путей развития волосков *D. nivalis* и линейная последовательность стадий развития волосков *D. nemorosa*: стрелки – граница первой и второй U-образной трубки, черные звездочки – зачаток первого луча, белая звездочка – вторичное ветвление луча у *D. nemorosa*.

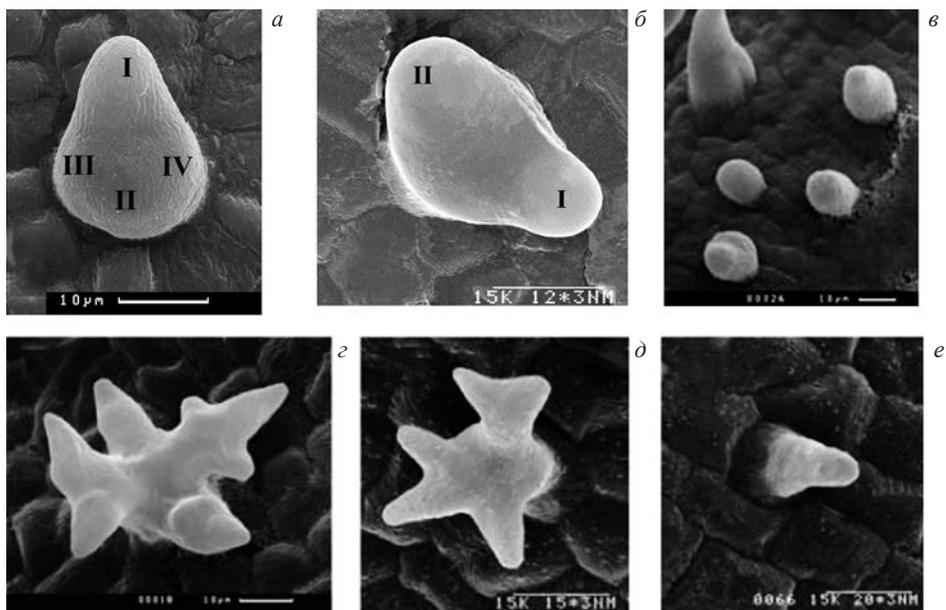


Рис. 7. Изменчивость развития волосков с короткой ножкой: *а* – развитие четырехлучевого, *б* – двухлучевого волоска *D. sibirica* в разных зонах одного листового зачатка (римские цифры – номера зачатков лучей); *в* – простые волоски *D. sibirica*, развивающиеся на цветоносе, *з–е* – редукция ветвления волосков у *D. daurica* при уменьшении диаметра волосковой клетки.

следствием перехода к морфаллаксису является возникновение двух родов развития – развития не только четырехлучевых (рис. 7*а*), но и двухлучевых волосков (рис. 7*б*). Двухлучевые волоски развиваются при росте отношения длинной и короткой оси эллипсоида, образуемого апексом, и происходит это в краевой зоне листовой пластинки, где клетки вытянуты вдоль и сжаты поперек длинной оси листа. То же самое, т. е., переход от непрерывной реакции на изменение условий развития к пороговой реакции, происходит и с однолучевыми волосками. У *D. sibirica* однолучевые волоски представляют морфологически обособленную группу и развиваются не на листовой пластинке, а на цветоносе, где из-за плотной упаковки клеток эпидермиса волосковая клетка «выжимается» из пласта, образуя высокую и узкую U-образную трубку (рис. 7*в*). У *D. daurica* на одной листовой пластинке легко подобрать непрерывный спектр переходов между обычными (четырёхлучевыми) и однолучевыми волосками в зависимости от диаметра волосковой клетки и (или) доли апикальной поверхности, участвующей в образовании волоска (рис. 7*з–е*).

Наконец, в обеих группах волосков параллельно и независимо стабилизируется связь между латеральной полярностью волосковой клетки, и полярностью листового зачатка. Полюс волосковой клетки, на котором

закладывается первый луч волоска, по мере становления онтогенеза все чаще и чаще (у *D. sibirica* – всегда) оказывается обращенным к проксимальному краю листа. Дело в том (Cherdantsev, Grigorieva, 2012), что все эпидермальные клетки растут вместе с листовой пластинкой в сторону ее дистального края, и этот рост задерживает развитие зачатка луча – вот почему первый луч закладывается с противоположной стороны волосковой клетки, обращенной к проксимальному краю листового зачатка. Строго говоря, у волосковых клеток нет собственной латеральной полярности, а есть латеральная полярность, общая для всех клеток листового зачатка и обусловленная направлением его роста. Влияние этой полярности на морфогенез волосковых клеток возрастает с уменьшением темпов активного роста их собственной поверхности.

В эволюции онтогенеза волосков присутствуют решительно все закономерности, обычно приписываемые действию стабилизирующего отбора. Трудно, однако, представить себе, как мог бы действовать такой отбор, поскольку ничто не говорит в пользу адаптивной ценности волосковых клеток, а против нее говорит отсутствие у крупок адаптивной эволюции опушения листьев. В поисках объяснения описанных закономерностей эволюции структуры остается обратиться к механике ее морфогенеза.

МЕХАНИЗМ И МЕХАНИКА МОРФОГЕНЕЗА ВОЛОСКОВЫХ КЛЕТОК

Волосковую клетку можно рассматривать как активную оболочку (Cherdantsev, Grigorieva, 2012) – упругую оболочку, пассивно растягивающуюся под действием внутреннего (тургорного) давления (рис. 8а) и одновременно способную к активному росту за счет встраивания в нее новых структурных элементов (рис. 8б).

Силы пассивного растяжения уменьшают, а силы латерального давления, возникающие при встраивании в оболочку новых элементов, увеличивают отношение поверхности оболочки к ее объему, но между активными и пассивными силами может возникать и положительная связь, когда площадь оболочки растет одновременно с ростом ее кривизны (как это происходит с упругой пластиной, изгибающейся при росте внутренних напряжений).

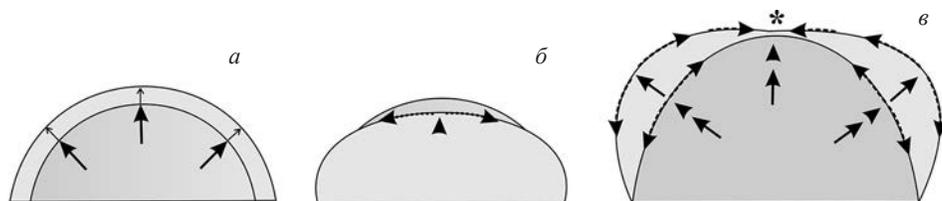


Рис. 8. Модель активных оболочек: силы внутреннего давления (а), силы латерального давления (б), и их взаимодействие (в); стрелки – внутреннее давление, наконечники – встраивание в клеточную поверхность новых структурных элементов, пунктирные стрелки – активный рост поверхности, звездочка – неподвижная точка векторного поля.

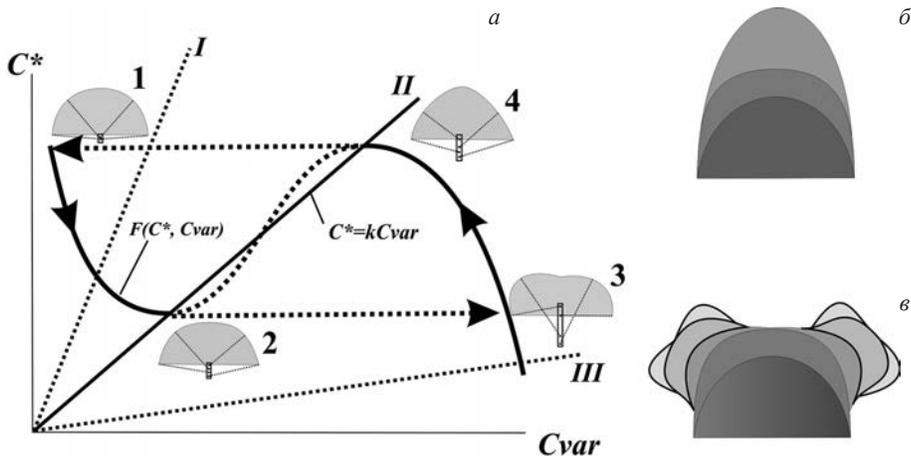


Рис. 9. Динамика формы апекса в модели активных оболочек. *a*: 1–4 – циклические изменения формы апекса (стрелки) в режиме осцилляций (в положении II прямой $C^* = kCvar$), сплошные линии – устойчивые ветви, пунктир – неустойчивая ветвь фазовой кривой $F(C^*, Cvar)$; I и III – положения прямой $C^* = kCvar$, соответствующие режиму затухания роста (б) и выделению зачатков лучей с их вторичным ветвлением (в).

Именно последнее обстоятельство делает возможным возникновение бифуркаций, когда макроскопическое усложнение формы происходит спонтанно, за счет малых случайных флуктуаций, создавая новые (потенциальные) направления развития структуры. В отсутствие пассивных сил в оболочке возникали бы лишь микроскопические складки без всякой возможности их регулярного воспроизведения, а без активных сил случайные выпячивания поверхности не могли бы усиливаться, так как, по законам механики упругих оболочек, чем выше кривизна выпячивания, тем сильнее его поверхность сопротивляется изменению формы (Тимошенко, Войнаровский-Кригер, 1966). Активные силы латерального давления расширяют выпячивание и, уменьшая кривизну его поверхности, уменьшают это сопротивление (рис. 8в).

Динамическими переменными являются усредненная кривизна поверхности, C^* , и ее пространственная дисперсия, $Cvar$, оценить которую можно по величине разброса точек пересечения нормальных радиусов кривизны оболочки (рис. 9а). Связь между C^* и $Cvar$ описывается гладкой кривой третьего порядка $F(C^*, Cvar)$, состоящей из двух устойчивых ветвей и соединяющей их неустойчивой ветви. На устойчивых ветвях активные и пассивные силы уравновешивают друг друга (отрицательная связь C^* и $Cvar$), а на неустойчивой ветви они действуют в одном направлении, увеличивая усредненную кривизну поверхности вместе с ее площадью и как следствие, дисперсией кривизны (положительная связь C^* и $Cvar$). Важным дополнительным условием, позволяющим связать движение вдоль кривой $F(C^*, Cvar)$ с макроскопическим изменением формы, является допущение, что

изменение отношения поверхности оболочки к ее объему происходит с минимальным приростом дисперсии кривизны. В этом (и только в этом) случае элементы оболочки движутся вдоль макроскопических градиентов кривизны ее поверхности, и движение элементов развертывается в виде серии макроскопических изменений формы поверхности, по которой они движутся (принцип пространственной развертки морфогенетического движения: Черданцев, 2003; Cherdantsev, Grigorieva, 2012).

Движению вдоль первой устойчивой ветви (ветвь 1→2 на рис. 9а) соответствует латеральное расширение апекса U-образной трубки. Система оказывается в начальной точке неустойчивой ветви кривой $F(C^*, Cvar)$, и если бы она двигалась по ней, это бы означало, что оболочка пытается увеличить отношение поверхности к объему за счет роста кривизны своей поверхности. Энергетически выгодным разрешением этого противоречия является выделение из апекса локальных выпячиваний поверхности без изменения ее усредненной кривизны. Система одним прыжком (ветвь 2→3 на рис. 9а) переходит в начальную точку второй устойчивой ветви. Движение по этой ветви соответствует росту кривизны поверхности апекса с уменьшением ее дисперсии (разглаживанию выпячиваний, ветвь 3→4 на рис. 9а), а повторение прыжка, но в обратном направлении (ветвь 4→1 на рис. 9а) возвращает апекс к форме сферического сегмента и замыкает виток морфогенетического цикла.

Помимо осцилляций (повторения витков морфогенетического цикла), модель допускает два стационарных состояния, одно из которых соответствует заострению апекса U-образной трубки с образованием неветвящегося луча волоска, или однолучевого волоска, а другое – дифференцировке клеточной поверхности с образованием новых U-образных трубок. Это зависит от наклона прямой $C^* = kCvar + C_0$, характеризующего соотношение активных механических напряжений, вызываемых силами латерального давления, и пассивных напряжений, вызываемых упругим растяжением оболочки. Близость коэффициента k к единице означает примерное равенство вкладов активных и пассивных напряжений в изменение формы апекса, а близость константы C_0 к нулю означает, что нулевую кривизну имеет поверхность с нулевой дисперсией кривизны, и наоборот. В этом случае прямая пересекает неустойчивую ветвь кривой $F(C^*, Cvar)$, и в системе уравнений

$$dC^*/dt = F(C^*, Cvar) \quad (1),$$

$$dCvar/dt = C^* - kCvar - C_0 \quad (2)$$

нет устойчивых стационарных точек. Получается универсальный для нелинейных динамических систем колебательный контур (Белинцев, 1990), который в нашем случае описывает рост апекса вдоль оси волоска, связанный с регулярным чередованием периодов уменьшения и увеличения кривизны поверхности зоны роста (Cherdantsev, Grigorieva, 2012). Устойчивые стационарные точки появляются с падением или ростом величины k , когда прямая,

являющаяся решением уравнения (2), пересекает одну из устойчивых ветвей решения уравнения (1) (рис. 9а). В первом случае (рост вклада пассивных напряжений) U-образная трубка заостряется и возникает однолучевой волосок или луч волоска (рис. 9б), во втором (рост вклада активных напряжений) – поверхность апекса сегментируется, выделяя зачатки сферических сегментов, из которых развиваются новые U-образные трубки (рис. 9в).

Для простоты мы допустили, что в системе уравнений (1) и (2) k является независимым параметром, но на самом деле соотношение активных и пассивных напряжений зависит не только от темпов роста поверхности, но и от геометрии роста. Если допустить, что U-образная трубка растет при неизменной скорости роста поверхности апекса, то, поскольку с каждым витком морфогенетического цикла часть апикальной поверхности расходуется на удлинение цилиндрической части трубки, площадь апекса неизбежно уменьшается, что ведет к росту его кривизны (заострению) и в конечном счете прекращению роста (рис. 9б). Из этого следует, что при постоянной скорости роста поверхности режим осцилляций неустойчив, и у апекса нет иного выбора как между угасанием осцилляций (заострением), или увеличением скорости роста поверхности с переходом в режим дифференцировки (рис. 9в).

Таким образом, для объяснения ограниченности ветвления обычные биологические соображения о старении клетки или «экономии клеточной поверхности» оказываются совершенно излишними. При постоянной скорости образования новой поверхности диаметр U-образной трубки неизбежно уменьшается с каждой бифуркацией, так что величина растягивающей силы, действующей на апикальную поверхность каждого из зачатков лучей, возрастает, препятствуя его латеральному расширению. Не онтогенез, а сама механика морфогенеза «программирует» постепенное угасание ветвления волоска – именно потому, что механизм первичного ветвления и ветвления следующих порядков совершенно одинаков.

Здесь мы походим к очень важному для понимания эволюции различию между морфогенетическими и онтогенетическими причинами ограничения направлений изменчивости. Под морфогенетическими ограничениями естественно понимать отсутствие каналов развития, не совместимых с механикой морфогенеза, а под онтогенетическими ограничениями – дополнительные ограничения хода морфогенеза, не противоречащие его механике, но и не вытекающие из нее.

Основной и вытекающий только из механики морфогенеза принцип – усложнение формы поверхности там, где оболочка слабее всего сопротивляется упругому растяжению – сразу же ограничивает ветвление зоной апекса просто из-за его округлой формы. Образование зачатков лучей из цилиндрической поверхности ножки волоска затруднено из-за замкнутости кольцевых (окружных) упругих напряжений, которые гасят любые выпячивания (Тимошенко, Войнаровский-Кригер, 1966). Это не значит, ко-

нечно, что цилиндрическая поверхность вообще «непробиваема», но для ее пробоя необходимо изменение самого механизма формирования лучей.

Лучам в модели активных оболочек легче образоваться из менее искривленной поверхности, поэтому для ветвления апекса необходимо его латеральное расширение. Из-за этого (морфогенетического) ограничения поверхность апекса вынуждена выбирать между образованием меньшего сегмента сферы большего радиуса, или же большего сегмента сферы меньшего радиуса. В первом случае величина отношения объема к поверхности падает, во втором – возрастает. Физический смысл образования U-образной трубки состоит в уменьшении объема апекса относительно площади его поверхности при минимальном ее приросте. Именно этим объясняется, почему сферические сегменты и U-образные трубки являются формами, постоянно повторяющимися в ходе морфогенеза клеточной поверхности независимо от типа онтогенеза волоска и даже при отсутствии настоящего онтогенеза, как у *D. nivalis*.

Расположение первичных зачатков лучей на равном угловом расстоянии – это тоже прямое следствие роста отношения площади оболочки к ее объему с минимальным приростом поверхности и, соответственно, минимальным ростом дисперсии ее кривизны. При этом зачатки могут возникать последовательно, как у *D. nemorosa*, или одновременно, как у *D. sibirica*.

Получается, что в качестве материала для формирования онтогенеза волоска морфогенетические ограничения оставляют всего две альтернативные формы роста апекса – латеральное расширение и образование U-образной трубки, но оказывается, что их комбинирования вполне достаточно для возникновения различных и эволюционно устойчивых типов онтогенеза. Эволюционная устойчивость означает две вещи, которые, наряду с детерминированной последовательностью стадий, можно считать критериями индивидуального развития структуры. Во-первых, типологические особенности онтогенеза (например, онтогенеза волосков с длинной или короткой ножкой) должны сохраняться при его средовых и видовых модификациях. Во-вторых, онтогенез (и только онтогенез) позволяет говорить о гомологии частей (лучей), развивающихся у разных особей (волосков) в разных условиях.

ОТ МОРФОГЕНЕЗА КЛЕТОЧНОЙ ПОВЕРХНОСТИ К ОНТОГЕНЕЗУ ВОЛОСКА

Из модели активных оболочек следует, что пространственная дифференцировка морфологических состояний и их чередование во времени могут отличаться друг от друга на уровне малых случайных флюктуаций. Разница между локальным выпячиванием клеточной поверхности как фазой роста апекса, и как образованием зачатка луча, может зависеть от случайных флюктуаций величины параметра k в уравнении (2) – основного бифуркационного параметра, управляющего ростом клеточной поверхности. При увеличении k (т. е., увеличении наклона прямой $C^*=kCvar$), от-

ражающем рост относительного вклада в морфогенез пассивных напряжений, ветвление всегда упрощается.

У всех видов крупнок, имеющих волоски с длинной ножкой, сохраняется непрерывность перехода между «типичными» и редуцированными формами ветвления, вплоть до образования однолучевых волосков. Ветвление упрощается чаще всего при уменьшении размера волосковой клетки: первая U-образная трубка получается более узкой, и при той же величине тургорного давления возрастает сила пассивного растяжения апекса вдоль оси волоска, препятствуя его латеральному расширению. Из клеток одинакового диаметра могут развиваться простые (однолучевые), двулучевые (вилочатые), или трехлучевые волоски, в зависимости от направления малых случайных флюктуаций параметра k . Однако, если для увеличения числа лучей подходят только положительные флюктуации, то уменьшается оно как при отрицательных флюктуациях, так и при постоянных темпах роста. Любое усложнение геометрии роста требует дополнительного расхода поверхности, и если ее прирост незначителен (величина k близка к единице), то случайные флюктуации неизбежно ведут к быстрому угасанию ветвления и образованию простых волосков. Испортить ветвление гораздо проще, чем его продолжать, поэтому простые волоски являются своего рода «мусорной корзиной» морфогенеза и могут возникать у всех видов крестоцветных на любом из органов растения (Rollins, 1993). Остается только подчеркнуть, что упрощение ветвления является внутренним трендом развития волоска и сохраняется независимо от внешних (в частности, селекционных) трендов.

Поскольку эволюционно исходным является развитие древовидных обильно ветвящихся волосков с очень высокими темпами роста поверхности апекса (*D. nivalis*), возникновение и стабилизация онтогенеза тоже должны быть связаны с упрощением ветвления, но таким образом, чтобы в итоге, вместо однолучевого волоска, получалась детерминированная последовательность образования лучей. При таком, как у *D. nivalis*, ветвлении темпы роста клеточной поверхности должны возрастать, а значит, в ходе морфогенеза волоска должна уменьшаться величина параметра k .

В системе уравнений (1) и (2) коэффициент k должен считаться независимым параметром, но на самом деле (см. выше) его величина зависит от переменных C^* и $Cvar$, что делает систему достаточно трудной для математического исследования (Белинцев, 1990). Не пытаясь определить эту зависимость в явном виде, мы ограничимся соображениями, очевидными с физической точки зрения. По определению, параметр k должен изменяться медленнее, чем переменные C^* и $Cvar$, но различие между темпами изменения параметра и переменных должно быть тем меньше, чем выше темпы роста клеточной поверхности. В частности, при достаточно высоких темпах роста поверхности величина k может измениться за время одного витка осцилляций. Возникает новый и очень мощный источник изменчи-

ности – гетерохронии между движением системы по фазовой кривой $F(C^*, Cvar)$ и изменением k , т. е., вращением параметрической прямой $C^*=kCvar$ по часовой стрелке (уменьшение k), или против часовой стрелки (увеличение k) (рис. 9a). Поскольку вращение прямой по часовой стрелке «заряжает» оболочку силами латерального давления, а движение по кривой $F(C^*, Cvar)$ изменяет форму оболочки, речь идет о базовой для любых развивающихся систем гетерохронии между формированием морфогенетических потенциалов и их реализацией (Дорфман, Черданцев, 1977).

Уменьшение и увеличение величины k различаются не только знаком. Увеличить вклад активных напряжений можно только на микроуровне – путем увеличения скорости образования и (или) встраивания в оболочку новых структурных элементов. Увеличение же вклада упругих напряжений (рост величины k) имеет, помимо биохимической, макроскопическую компоненту в виде возникновения ребер геометрической жесткости (Тимошенко, Войнаровский-Кригер, 1966), когда упругость оболочки растет из-за усложнения ее геометрической формы. Простейшим примером может служить уменьшение числа лучей волоска при очень сильном изгибе его ножки: при таком изгибе в оболочке возникают дополнительные упругие напряжения, препятствующие ветвлению апекса (Григорьева, 2013). В любом случае, рост упругих напряжений тормозит реализацию потенциалов к ветвлению поверхности, возникающих при ее приросте, и, тем самым, уменьшает вероятность гетерохроний между изменениями параметра и переменных.

В наибольшей степени такие гетерохронии выражены, естественно, у *D. nivalis* (рис. 10a). Две волосковые клетки первоначально находятся в одной точке фазовой кривой на ее первой устойчивой ветви (точка 1 на рис. 10a) при одном и том же значении k , соответствующем режиму осцилляций (прямая I на рис. 10a). Разница только в том, что у одной из волосковых клеток значение параметра k уменьшается быстрее. Обе клетки проходят точку 2 на рис. 10a, оказываются в одной и той же точке 3 второй

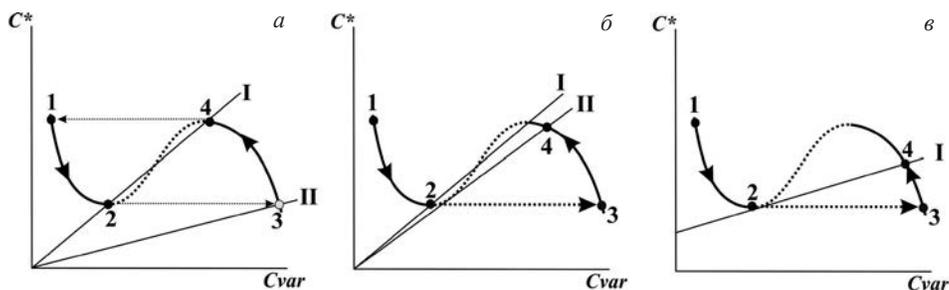


Рис. 10. Эволюция развития волоска в модели активных оболочек: *а* – исходное состояние, где изменение наклона параметрической прямой сопоставимо по времени с движением системы по фазовой кривой; *б* – изменение наклона параметрической прямой становится темп лимитирующем звеном развития; *в* – фиксация наклона параметрической прямой.

устойчивой ветви кривой, но для одной клетки значение k осталось прежним, а для другой – она отмечена на рис. 10а более светлой заливкой – параметрическая прямая $C^*=kCvar$ успела перейти из положения I в положение II, соответствующее режиму дифференцировки. Апекс первой клетки продолжает свой рост вдоль оси волоска (последовательность состояний 1→2→3→4 на рис. 10а), а из апекса второй клетки выделяется зачаток луча. Такие гетерохронии, всегда связанные с выбором между продолжением роста поверхности апекса и ее дифференцировкой, могут повторяться многократно, с появлением каждой новой зоны роста, и в итоге возникает разветвленная – почти такая же, как и сам волосок – сеть путей развития.

Основной причиной превращения такой сети в линейную последовательность стадий является уменьшение темпов роста клеточной поверхности. С уменьшением темпов роста изменчивость, обусловленная гетерохрониями, сокращается – изменение (уменьшение) значения параметра k происходит гораздо медленнее, чем изменение переменных C^* и $Cvar$, и можно считать, что за один виток цикла осцилляций наклон параметрической прямой практически не меняется. Все дело в более равномерном распределении пространственной неоднородности (дисперсии $Cvar$) между последовательными формами оболочки волосковой клетки, а на традиционном для эволюционной морфологии языке – в возрастании морфологического сходства этих форм. Понятно, что при этом более ранние стадии должны приобретать сходство с более поздними стадиями развития – обратное означало бы не эволюцию онтогенеза, а возникновение новой формы волоска, в нашем случае – формы простого волоска.

Общей чертой путей формирования онтогенеза волосков с длинной и короткой ножкой является установление связи между латеральной полярностью волосковой клетки и полярностью роста листового зачатка. Часть прироста поверхности волосковой клетки, причем только с одной ее стороны, обращенной к дистальному краю будущего листа, расходуется не на рост волоска, а на рост листовой пластинки. В итоге, в оболочке волосковой клетки возникают дополнительные упругие напряжения, обусловленные пространственной неоднородностью ее активного роста. Темпы прироста поверхности, используемой собственно для формирования волоска, замедляются, препятствуя возникновению лучей волоска из случайных выростов клеточной поверхности и уменьшая вероятность описанных выше гетерохроний.

Для волосков с длинной ножкой слишком большой наклон второй U-образной трубки в сторону дистального края листа ведет к редукции ветвления (см. выше). Однако, если этот наклон не слишком велик (оболочка «заряжается» упругими напряжениями, но не настолько, чтобы блокировать ветвление), то он становится этапом онтогенеза волоска, определяя место формирования первого луча (на стороне апекса, обращенной к проксимальному краю листа, см. рис. 4). Принципиальным отличием вет-

вющихся волосков, развивающихся у *D. nemorosa*, от волосков *D. nivalis* является не только детерминированная последовательность образования U-образных трубок, но и то, что ни одна из них полностью не повторяет предыдущую даже тогда, когда поверхность находится в режиме осцилляций. Параметрическая прямая пересекает фазовую кривую в течение двух циклов осцилляций (образование первой и второй U-образной трубки) и поворачивается по часовой стрелке так медленно, что переход в режим дифференцировки (образование первого луча) происходит только после полного завершения второго цикла осцилляций, когда формируется первая, а затем вторая U-образная трубка. После этого параметрическая прямая переходит в положение II, и последовательность стадий 1→2→3→4 становится стандартной последовательностью, общей для большинства волосков (рис. 10б). Как и положено в настоящем онтогенезе, изменение параметра становится темп лимитирующим звеном развития (Белоусов, 1987). Как видно из рис. 10б, при переходе в режим дифференцировки наклон параметрической прямой максимален – она пересекает вторую устойчивую ветвь в непосредственной близости от точки перегиба второй устойчивой ветви фазовой кривой в неустойчивую ветвь. В этом и состоит причина «эпиморфоза», т. е., свойственного онтогенезу *D. Nemorosa* чередованию периодов дифференцировки (образования луча) с периодами восстановления площади поверхности оставшейся части апекса. На образование первого луча уходит значительная часть поверхности апекса, и рост ее площади становится темп лимитирующим звеном ветвления.

Развитие мальпигиевых волосков *D. sibirica* представляет собой логическое завершение эволюции онтогенеза, когда положение параметрической прямой вообще перестает изменяться – из-за очень ранней, еще при образовании U-образной трубки, «зарядке» волосковой клетки упругими напряжениями. Возникновение таких напряжений с самого начала морфогенеза говорит о тесном участии волосковых клеток в росте листового зачатка, гораздо более тесном, чем у *D. daurica* – другого вида, образующего волоски с короткой ножкой. В уравнении параметрической прямой (2) константа C_0 уже не равна нулю, так что при $Cvar=0$ величина C^* больше нуля (рис. 10в). Это означает, что упругой является даже оболочка с пространственно однородной кривизной. Режим осцилляций отсутствует, и, дойдя до конца первой устойчивой ветви фазовой кривой (положение 2 на рис. 10в), система сразу, без образования второй U-образной трубки, одним прыжком переходит на вторую устойчивую ветвь (положение 3 на рис. 10в), а затем подымается по ней до точки пересечения с параметрической прямой (положение 4 на рис. 10в).

Точки 2 и 3 на фазовой кривой (рис. 10в) представляют последовательные этапы разметки апекса (образование эллипсоида вращения с последующей дифференцировкой его полюсов, см. рис. 7а, б), предшествующей образованию зачатков лучей и отсутствующие у видов с более примитив-

ным онтогенезом волоска. Из этого следует, что разметка апекса, предваряющая образование зачатков лучей, в эволюции возникает *позже*, чем сами эти зачатки. Однако, поскольку эта разметка возникает на более ранних стадиях развития, она ведет к появлению нового морфологического типа волоска, отсутствующего у других видов крупок. Мальпигиев волосок *D. sibirica* вытянут параллельно, а не перпендикулярно плоскости листа, и образует зачатки лучей, не способные к вторичному ветвлению – это прямое следствие раннего перехода апекса к эллиптической форме, требующего дополнительного расхода клеточной поверхности, которой поэтому не хватает на ветвление лучей волоска (Cherdantsev, Grigorieva, 2012). Оказывается, что изменение организации онтогенеза, вторичное с эволюционной точки зрения, может изменять дефинитивную форму так, как будто эволюция было направлена именно на ее изменение. Разумеется, это возможно лишь при условии, что изменение дефинитивной формы нейтрально с точки зрения общей приспособленности фенотипа.

То же самое можно сказать и вообще об эволюции онтогенеза волосков. В начале эволюции развитие волоска нельзя считать индивидуальным развитием, так как речь идет о действии морфогенетического алгоритма, «безличного» в том смысле, что он ничего не знает о формирующейся структуре, формируя только ее модули, пространственно-временной порядок которых либо случаен, либо определяется условиями развития. Основной причиной возникновения и последующей канализации онтогенеза является принципиальная асимметрия ответа развивающейся системы на противоположно направленные флюктуации одного и того же параметра. В случае с волосками (+) флюктуации параметра *k* (рост вклада упругих напряжений) ведут к тому, что можно назвать *фиксацией гетерохроний*. Компоненты первоначально одного и того же изменения формы разобщаются во времени, и одна из них (естественно, более медленная) становится темп лимитирующей компонентой всего формообразования. В итоге, вместо исходных гетерохроний получается линейная последовательность стадий развития структуры как целого, так как гетерохрония фиксируется в виде нового морфологического состояния, предшествующего исходному состоянию. Напротив, (-) флюктуации ведут только к расширению вызываемой гетерохрониями изменчивости. Из этого следует, что направленная эволюция онтогенеза может возникать как коррелятивный эффект чередования взаимно противоположных направлений отбора, или же, как в нашем случае, путем направленного накопления случайных флюктуаций (Cherdantsev et al., 1996), избирательно запоминая флюктуации, превращающие гетерохронии в последовательность стадий развития.

Если вспомнить гипотезу о происхождении одноклеточных волосков от многоклеточных волосков, бывших когда-то многоклеточными железа-

ми, но утративших свою функцию вследствие замещения обычных митозов эндомитозами (Ishida et al., 2008), то получается, что для структуры, просто утратившей свою функцию и не приобретшей ничего взамен, эволюция онтогенеза протекает точно так же, как при возникновении новой функции. В ответ на изменение самой структуры – *независимо от вклада этого изменения в приспособленность* – возникает ряд «ретроградных» эволюционных преобразований, суть которых состоит в подгонке истории развития под новый конечный результат. Это, пожалуй, самый убедительный довод против участия стабилизирующего отбора в эволюции, ведущей к стабилизации онтогенеза и канализации изменчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белинцев Б.Н. 1990. Физические основы формообразования. М.: Наука. 340 с.
- Белоусов Л.В. 1987. Биологический морфогенез. М.: МГУ. 239 с.
- Григорьева О.В. 2013. Морфогенез и изменчивость одноклеточных волосков у растений рода *Draba* (крупки). Автореф. канд. дисс. М.: Цифровичок.
- Дорфман Я.Г., Черданцев В.Г. 1977. Структура морфогенетических гастрюляции у бесхвостых амфибий // Онтогенез, Т. 8. С. 238–262.
- Тимошенко С.П., Войнаровский-Кригер С. 1966. Пластины и оболочки. М.: Наука. 300 с.
- Черданцев В.Г. 2003. Морфогенез и эволюция. М.: КМК. 360 с.
- Черданцев В.Г., Григорьева О.В. 2010а. Геометрия и механика морфогенеза активных оболочек на примере волосковых клеток растений рода *Draba* L. // Онтогенез. Т. 41. С. 1–14.
- Черданцев В.Г., Григорьева О.В. 2010б. Морфогенетические основы и параметрическая система эволюции одноклеточных волосков у растений рода *Draba* L. // Онтогенез. Т. 41. С. 171–189.
- Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. С. 115–136.
- Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 396 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 493 с.
- Beilstein M.A., Al-Shehbaz A., Kellogg E.A. 2006. Brassicaceae phylogeny and trichome evolution // *Am. j. bot.* V. 93. P. 607–619.
- Cherdantsev V.G. 2012. Generic oscillation patterns of the developing system and their role in the origin and evolution of ontogeny // *Biosystems.* V. 123. P. 27–53.
- Cherdantsev V.G., Grigorieva O.V. 2012. Morphogenesis of active shells // *BioSystems.* V. 110. P. 314–328.
- Cherdantsev V.G., Kreslavsky A.G., Severtsov A.S. 1996. Episelective evolution / Evolutionary theory. Ed. Van Valen. V. 11. P. 69–87.

- Gurganus M.C., Fry J.D., Nuzhdin S.V.* et al. 1998. Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting sensory bristle number in *Drosophila melanogaster* // *Genetics*. V. 149. P. 1883–1898.
- Ishida T., Kurata T., Okada K., Wada T.* 2008. A genetic regulatory network in the development of trichomes and root hairs // *Ann. rev. plant biol.* V. 59. P. 365–386.
- Larkin J.C., Young N., Prigge M., Marks M.D.* 1996. The Control of Trichome spacing and number in *Arabidopsis* // *Development*. V. 122. P. 997–1005.
- Edgar B.A., Orr-Weaver T.L.* 2001. Endoreduplication cell cycles: More for less // *Cell*. V. 105. P. 297–306.
- Wagner G.J., Wang E., Shepherd R.W.* 2004. New approaches for studying and exploiting on old protuberance, the plant trichomes // *Ann. bot.* V. 93. P. 3–11.
- Waddington C.H.* 1940. *Organizers and Genes*. Cambridge univ. press. 240 p.
- Waddington C.H.* 1961. Genetic Assimilation // *Advances genet.* V. 10. P. 291–290.
- Waddington C.H.* 1972. *Form and information / Towards the theoretical biol.* Edinburgh univ. press. V. 4. P. 109–141.
- Wright S.* 1932. The roles of mutations, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution // *Proc. 6 intern. Congr. Genetics*. P. 355–366.

Developmental canalization with no part of stabilizing selection

V.G. Cherdantsev, O.V. Grigorieva

Referring of the developmental canalization to stabilizing selection can be a bias that originates from the ignorance of developmental mechanisms. Considering of the morphological evolution of one-cell hairs in *Draba* plants makes it clear that the transition from continuous variation in morphological traits to developmental chreods occurs in the evolution of remote lineages of the genus irrespectively of contribution into the net fitness. Morphological diversification of the hair branching is not under selection control being a physical consequence of the hair cell volume growth equilibrated by complication of the cell surface shape. At the start of evolution, the hair development refers not to an individual hair development, but rather to that of repetitive hair modules (branches) whose spatiotemporal order is arbitrary, except that some variants of the branching depend on events that occur at earlier developmental stages more than the other ones. Under selection fluctuating at random, or with no selection at all, fixing of these variants leads to origination of the hair ontogeny, in which earlier developmental stages correspond to later stages of the developmental evolution.

УДК 578.346

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ И ФУЛЛЕРЕНОВ

Ю.Л. Войтеховский

ФГБУН Геологический институт Кольского научного центра РАН
woyt@geoksc.apatity.ru

В статье показано, что икосаэдрические (с точечными группами симметрии $-3-5m$ и 235 , называемые также сферическими) фуллерены и вирусы образуют гомологические ряды. Математически строгая систематика икосаэдрических фуллеренов по сути является исчерпывающей морфологической систематикой икосаэдрических вирусов. Она позволяет прогнозировать их неизвестные формы, устанавливает между ними структурные и, возможно, генетические связи.

ВВЕДЕНИЕ

В работе (Войтеховский, 2004) указано на гомологию в структурах фуллеренов – полиэдрических молекул, на которых разрешены лишь пента- и гексагоны (Kroto et al., 1985) – и таксономически весьма различных биологических объектов: скелетов *Radiolaria*, колоний *Volvocasea*, капсидов икосаэдрических *Viruses*. При этом еще Э. Геккелем замечен дуализм полиэдрических скелетов *Circogonia dodecahedra* $Hk1$. и *Circogonia icosahedra* $Hk1$., зафиксированный в их названиях. Додекаэдр – простейший фуллерен (все грани – пентагоны), икосаэдр дуален ему. Дуальным называется полиэдр, вершины которого лежат на гранях исходного и соединены ребрами тогда и только тогда, когда лежат на его смежных гранях: куб дуален октаэдру, тетраэдр автодуален (рис. 1). Последнее доказывает не оппозицию, а глубокое родство дуальных форм, что подчеркивается их общей точечной группой симметрии, для икосаэдра и додекаэдра – икосаэдрической (с теми же основаниями она может называться додекаэдрической).

Геометрия фуллеренов – активно изучаемая область стереохимии и математики, особенно для икосаэдрических – с точечными группами симме-

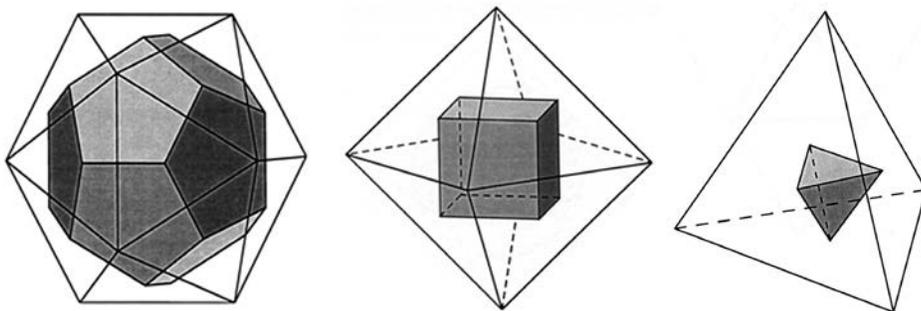


Рис. 1. К определению дуальных полиэдров.

трии $-3-5m$ и 235 – фуллеренов. Для них доказан ряд теорем, связывающих комбинаторную геометрию (распределение 12 пентагонов среди любого – кроме 1 – числа гексагонов) и симметрию, построена полная систематика. Но вирусы используют ту же – с некоторыми оговорками – архитектурную идею, строя капсиды из белковых глобул. Таким образом, математически строгая систематика икосаэдрических фуллеренов по сути является морфологической систематикой икосаэдрических вирусов. Важность этого очевидна. «Номенклатура и классификация вирусов – трудная область вирусологии... Группировка может быть основана на морфологических и физиологических критериях. Идеал, к которому мы стремимся – это создать такую классификацию, которая отражала бы эволюционные и филогенетические взаимоотношения организмов, а также обеспечивала бы удобную и рациональную систему номенклатуры» (Лурия и др., 1981, с. 18–23).

ИКОСАЭДРИЧЕСКИЕ ФУЛЛЕРЕНЫ

Для икосаэдрических фуллеренов C_n доказано (Klein et al., 1986; Schmalz et al., 1988), что число вершин может принимать значения $N=20(h^2+hk+k^2)$, где $0 \leq k \leq h > 0$ – целые неотрицательные числа. Доказательство сводится к следующему. Так как каждый фуллерен построен из пента- и гексагонов, сходящихся по 3 в каждой вершине, то дуальный полиэдр содержит лишь треугольные грани (дельтаэдр), сходящиеся по 5 или 6 в каждой вершине. Простейший пример – додекаэдр и икосаэдр. Для более сложных фуллеренов с икосаэдрической симметрией дуальными будут икосаэдроподобные (икосадельтаэдры), напоминающие икосаэдр, так как их мега-грани сходятся по 5 в каждой вершине. Но каждая мега-грань разбита на более мелкие треугольники, сходящиеся по 6 внутри и на ребрах мега-граней, и представляет собой фрагмент разбиения плоскости на правильные треугольники.

Зададим для такого разбиения декартову систему координат с углом между осями 60° (рис. 2). Далее идея состоит в том, чтобы предусмотреть и те случаи, когда цепочки вершин фуллерена располагаются не парал-

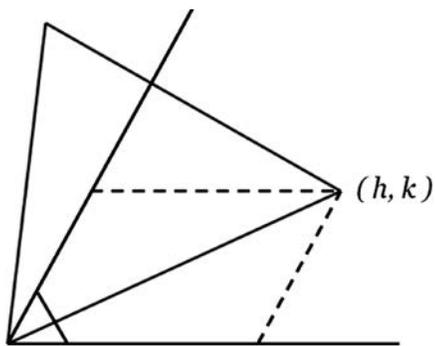


Рис. 2. К доказательству теоремы о числе вершин икосаэдрического фуллерена.

(триангуляционное число) – столько элементарных треугольников помещается в мега-границе, и каждой отвечает вершина исходного фуллерена. Так как у икосаэдроидов 20 мега-граней, то число вершин исходного фуллерена $N=20T$.

Анализ таблицы 1 обнаруживает ряд закономерностей. При $k=0$ значения h^2+hk+k^2 образуют последовательность квадратов, при $h=k$ – ту же, но утроенную последовательность. Из доказательства теоремы ясно, что при $k=0$ и $h=k$ фуллерены имеют симметрию $-3-5m$, в других случаях – пониженную

лельно сторонам мега-границы. Для этого поместим ее так, чтобы одно из ребер соединяло начало координат и точку (h, k) . Из соображений симметрии ясно, что и третья вершина мега-границы совпадет с одной из точек сетки. Из подобия равно-сторонних треугольников ясно, что отношение площадей мега-границы и элементарного треугольника равно квадрату ребра мега-границы, который находим (по теореме косинусов) из треугольника со сторонами h, k и углом 120° между ними. Оно равно $T=h^2+hk+k^2$

Таблица 1. Значения T для $0 \leq k \leq h \leq 10$

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

235 с осями вращения, но без плоскостей. Каждый такой фуллерен обладает энантиоморфным двойником. Это может оказаться важным применительно к биологическим формам. Наконец, обращают внимание пары изомеров (49 и 91 в выделенных клетках). Компьютерными расчетами на сегодня найдены простейшие тройки, четверки... десятки изомеров. Число вершин у них огромно. Но легко видеть, что в группе изомеров лишь один может иметь симметрию $-3-5m$. Это видно из того, что числовые ряды вида t^2 (верхняя строка табл. 1) и $3t^2$ (диагональ табл. 1) не могут иметь общих членов.

Обобщая, отметим, что даже в многообразии икосаэдрических фуллеренов число вершин и точечная группа симметрии не фиксируют форму однозначно. Удобную и рациональную систему номенклатуры обеспечивает символ (h, k) . Для энантиоморфов с точечной группой симметрии 235 следует добавлять символ D (правый) или L (левый).

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ

Икосаэдрические фуллерены образуют гомологические ряды. Первая идея следует из доказательства теоремы. Если h и k увеличить в t раз ($t=1, 2, 3, \dots$), то мега-грань икосаэдроида останется в той же ориентации, но увеличится по площади в t^2 раз. Во столько же раз вырастет число вершин исходного фуллерена. На этом основании, если h и k имеют общий делитель t , то форма (h, k) последовательно сводима к более простой $(h/t, k/t)$, пока h и k не станут взаимно простыми. Число вершин икосаэдрического фуллерена можно выразить иначе: $N=20 t^2(h^2+hk+k^2)$, где $0 \leq k \leq h > 0$ – взаимно простые целые числа, $t=1, 2, 3, \dots$

Вторая идея возникает из наблюдения, что «нобелевский» фуллерен C_{60} – это усеченный икосаэдр, дуальный к додекаэдру – простейшему фуллерену. Аналогично, для любого фуллерена следующий член ряда получается дуальным переходом и обрезанием всех вершин. Но если у исходной формы f граней (и $v=2f-4$ вершин, что легко доказывается), то у дуальной, наоборот, $f_1=2f-4$ граней (все треугольные) и $v_1=f$ вершин (12 валентности 5 и $f-12$ валентности 6). После ее усечения у полученного фуллерена будет $f_2=(2f-4)+f=v+f$ граней и $v_2=12 \times 5 + (f-12) \times 6 = 6f-12=3v$ вершин. Теперь ясно, что главная диагональ табл. 1 содержит фуллерены, полученные этой процедурой из фуллеренов, обозначенных в верхней строке. Можно показать, что форме (h, k) отвечает более сложная $(h+2k, h-k)$ и, если существует, более простая $[(h+2k)/3, (h-k)/3]$. Последнее возможно тогда и только тогда, когда $h-k$ делится на 3 (иначе, h и k сравнимы по модулю 3). Двукратное повторение второй процедуры равносильно первой с $t=3$, то есть гомологические ряды 1-го и 2-го типов пересекаются.

Обобщая, назовем генераторами икосаэдрические фуллерены, не сводимые к более простым ни одним из двух преобразований (табл. 2). Кроме $(h, k)=(1, 0)$ – додекаэдра C_{20} – все генераторы имеют симметрию 235, то есть обладают энантиоморфными двойниками. Использование гене-

Таблица 2. Значения T для генераторов

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

раторов упрощает описание многообразия икосаэдрических фуллеренов (таблица 2). Но даже среди них разнообразие форм огромно. В частности, среди них сохраняются изомеры.

ИКОСАЭДРИЧЕСКИЕ ВИРУСЫ

В первую очередь заметим, что формула $N=20(h^2+hk+k^2)$ впервые, но без доказательства приведена в статье (Caspar, Klug, 1962) о морфологии вирусов (до открытия фуллеренов было еще 23 года). Вероятно, ее вывод был аналогичен данному выше, ибо он очень нагляден. Но для отыскания числа строящих капсид белковых субъединиц (в простейшем случае – глобул), она должна быть трансформирована. Подсказку дают простейшие вирусы, образующие плотнейшие упаковки глобул вдоль ребер икосаэдроида (рис. 3). Именно этот кристаллографический мотив позволил применить для изучения вирусов рентгеноструктурные методы.

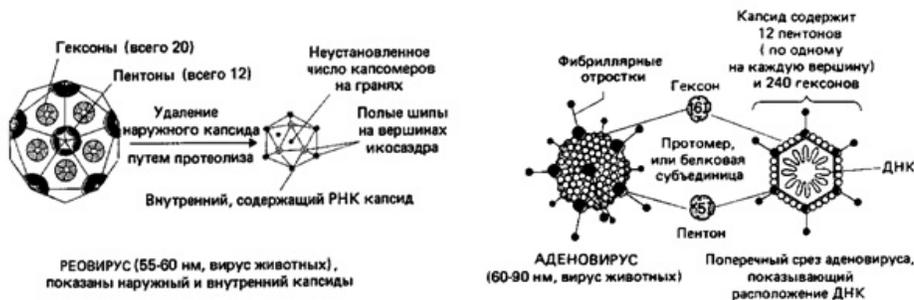


Рис. 3. Строение икосаэдрических вирусов (Рис, Стернберг, 1988).

Пусть m – число глобул на ребре меграни (рис. 4). Тогда внутри каждой (их 20) находится по $1+2+\dots+(m-3)=(m-3)(m-2)/2$ глобул. На каждом ребре (их 30), не считая вершин, по $m-2$ глобул. В каждой вершине (их 12) – еще по одной. Итого, капсид вируса образован $M=20(m-3)(m-2)/2+30(m-2)+12=10(m-1)^2+2$ глобулами. Но легко заметить, что $(m-1)^2$ есть триангуляционное число для фуллерена $(h, k)=(m-1, 0)$, что и выявляет фундаментальную связь между геометрией икосаэдрических вирусов и фуллеренов. Серия примеров дана в (Пиневиц и др., 2012): у бактериофага $\phi X174$ $m=2$, $M=12$, $(h, k)=(1, 0)$ – додекаэдр; у вируса полиомы $m=3$, $M=42$; у реовируса $m=4$, $M=92$; у вируса герпеса $m=5$, $M=162$; у аденовируса $m=6$, $M=252$; у радужного вируса $m=10$, $M=812$.

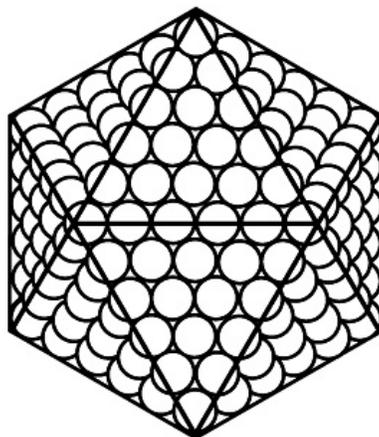


Рис. 4. Схема строения капсида аденовируса.

Формула обобщается на случай, когда ряды глобул капсида не параллельны ребрам икосаэдроида (рис. 2). Так, капсид вируса желтой мозаики турнепса образован 32 глобулами. Это значит, что триангуляционное число равно 3 и соответствует фуллерену $(h, k)=(1, 1)$, то есть C_{60} (табл. 1). Иначе говоря, капсиды вируса желтой мозаики турнепса и бактериофага $\phi X174$ соотносятся так же, как фуллерены C_{60} (усеченный икосаэдр) и C_{20} (додекаэдр).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенными расчетами обоснована фундаментальная гомология в строении икосаэдрических (с точечными группами симметрии $-5-3m$ и 235) фуллеренов и капсидов вирусов. Строго говоря, фуллерены реализуют додекаэдрический мотив (атомы располагаются в вершинах полиэдра, простейший фуллерен C_{20} – додекаэдр), вирусы – икосаэдрический (по принципу плотнейшей упаковки белковые субъединицы заполняют грани икосаэдроида и лишь как следствие – его ребра и вершины). Но дуальность этих полиэдров позволяет связать две систематики – фуллеренов по числу образующих атомов и вирусов по числу строящих капсид субъединиц. Те и другие образуют изоморфные гомологические ряды.

В переходе от одной систематики к другой фундаментальную роль играет не триангуляционное число $T=h^2+hk+k^2$, популярное в работах по морфологии икосаэдрических вирусов, а символ (h, k) , однозначно определяющий: число атомов в фуллерене $N=20 T$; число глобул в капсиде $M=10 T+2$; их точечную группу симметрии $-3-5m$ при $k=0$ или $h=k$, 235

в других случаях. Лишь энантиоморфные разновидности аксиальных форм 235 требуют добавления символов D или L.

Установлены две математические процедуры, производящие гомологические ряды икосаэдрических фуллеренов и вирусов: рост граней полиэдра с точностью до подобия и дуальный переход с обрезанием вершин. Ряды обоих типов пересекаются, так как двукратное выполнение 2-й процедуры равносильно 1-й с коэффициентом подобия 3. Это позволяет свести описание всего многообразия форм к простейшим представителям рядов – генераторам. Их разнообразие велико, но перечисляемо с исчерпывающей полнотой.

Особый интерес представляют энантиоморфные пары с симметрией 235. Они могут быть неравноправны в приложениях к вирусам. Среди изомеров (фуллеренов с равным числом атомов, капсидов с равным числом белковых субъединиц) лишь один может иметь симметрию -3-5m, остальные – 235. Исходя из физических принципов, для фуллеренов (колебательных атомных систем) можно прогнозировать более высокую стабильность формы -3-5m. Для вирусов сегодня ничего не известно о том, зависит ли стабильность капсида от его симметрии.

«Капсиды совершенно различных вирусов, например, фагов, вирусов животных или вирусов растений, могут быть построены точно по одному плану и быть практически неразличимыми морфологически» (Лурия и др., 1981, с. 56). И все же остается вопрос о том, есть ли генетическая подоплека у столь совершенных гомологических рядов, установленных по структурному (морфологическому) признаку.

Икосаэдрические фуллерены и вирусы – пример того, как природа строит структуры согласно общим принципам. Их иерархический диапазон охватывает много порядков, ведь те же структуры встречены среди скелетов Radiolaria и колоний Volvocacea. Природа этой универсалии – предмет отдельной статьи. Здесь отметим лишь, что ее методологической платформой может быть теория R-систем Ю.А. Урманцева (1988). Многие примеры изоморфизма биологических и небиологических полиморфических множеств даны в работах С.В. Мейена (2007). Наконец, интересна идея А. Лима-де-Фариа (1991) об использовании биологическими объектами заведомо оптимальных структур, испытанных еще на предбиологической стадии эволюции материи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Войтеховский Ю.Л. 2004. Примеры биоминеральной гомологии. I. Фуллерены и радиоларии. II. Вольвоксы и вирусы // Бинология, симметрология и синергетика в естественных науках. Тюмень: изд-во ТюмГНГУ. С. 59–65.
- Лима-де-Фариа А. 1991. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М.: Мир. 455 с.

- Лурия С., Дарнелл Дж., Балтимор Д. и др. 1981. Общая вирусология. М.: Мир. 680 с.
- Пиневиц А.В., Сироткин А.К., Гаврилова А.В. и др. 2012. Вирусология. СПб.: изд-во СПбГУ. 432 с.
- Рис Э., Стернберг М. 1988. От клеток к атомам. Иллюстрированное введение в молекулярную биологию. М.: Мир. 144 с.
- С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. 2007 / In memoriam. Ред. И.А. Игнатъев. М.: ГЕОС. 348 с.
- Урманцев Ю.А. 1988. Эволюционика или общая теория развития систем природы, общества и мышления. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. 79 с.
- Caspar D.L.D., Klug A. 1962. Physical principles in the construction of regular viruses // Cold spring Harbor symp. Quant. biol. V. 27. P. 1–24.
- Klein D.J., Seitz W.A., Schmalz T.G. 1986. Icosahedral symmetry carbon cage molecules // Nature. V. 323. P. 703–706.
- Kroto H.W., Heath J.R., O'Brien S.C. et al. 1985. C₆₀: Buckminsterfullerene // Nature. V. 318. P. 162–163.
- Schmalz T.G., Seitz W.A., Klein D.J. et al. 1988. Elemental carbon cages // J. am. chem. soc. V. 110. P. 1113–1127.

Homological series of icosahedral Viruses and fullerenes

Yu.L. Voytekhovsky

The icosahedral (spherical, i.e. of 3-5m and 235 point symmetry groups) fullerenes and viruses are shown to form the homological series. The mathematical system of icosahedral fullerenes is, at the same time, the morphological system of icosahedral viruses. It allows us to predict their unknown forms and to find the structural and, perhaps, genetic relations between them.

УДК 573.2

ПСЕВДОЦИКЛИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ И ПРОБЛЕМА ЦЕЛОСТНОСТИ БИОСИСТЕМ

А.А. Нотов

*Тверской государственный университет
anotov@mail.ru*

Псевдоциклическая (П) интеграция имела большое значение в эволюции модульных организмов. Ее широкое распространение обусловлено особенностями их морфогенеза, онтогенеза, системной спецификой. П-преобразования часто сопряжены с изменением границ подсистем и структур. Их реализация свидетельствует об относительно невысокой целостности модульных биосистем.

ВВЕДЕНИЕ

Почти все современные представления о структурной эволюции сосудистых растений прямо или косвенно свидетельствуют о широком распространении П-интеграции (Хохряков, 1981; Кузнецова, 1986, 1998; Мейен, 1988; Beerling, Fleming, 2007 и др.). Модульные животные в этом отношении пока недостаточно изучены. Однако у них псевдоциклические сходства (ПС) также встречаются в разных систематических группах (Нотов, 1999; Тимонин, 2001б, 2006). П-характер структурной эволюции объясняют по-разному. Его связывают с общими закономерностями преобразования формы, фрактальным принципом организации модульных структур и организмов, спецификой их морфогенетических программ (Мейен, 1988; Нотов, 1999; Тимонин, 2001б, 2006 и др.).

Актуально дальнейшее выяснение характера сопряженности П-преобразований с модульным типом организации. Целесообразен также специальный анализ П-семифилезов с позиции представлений о целостности биосистем.

П-ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Впервые понятие П было использовано при анализе морфологических рядов цветков и соцветий, в которых неоднократно встречались габитуально сходные структуры, соотносящиеся как часть и целое (Gausсен, 1947, 1952). Такие ряды образуют, например, очень похожие внешне цветки, простые и сложные соцветия. Практически сразу П-ряды получили эволюционную трактовку, согласно которой стали выделять примитивные, эволюированные и сверхэволюированные структуры (Gausсен, 1952). Отрезок эволюционного пути от примитивной структуры до подобной, но не идентичной ей, сверхэволюированной, стали называть П. В рамках концепции П были рассмотрены общие модусы преобразований в пределах П-рядов. Позднее показана возможность ее использования для анализа разных структур сосудистых растений (Кузнецова, 1986).

Модульный тип организации, встречающийся у представителей разных царств живых организмов, представляет особый интерес для анализа П-преобразований. Следует подчеркнуть, что в данной статье используются представления о модульности, сформированные в рамках концепции модульной организации (см. Марфенин, 1999, 2008; Нотов, 1999; Notov, 2011; Гатцук, 2008б и др.). В основу концепции была положена идея о двух принципиально разных типах организации живых существ. Они характеризуются различными моделями морфогенеза и индивидуального развития (Марфенин, 1999; Нотов, 1999; Гатцук, 2008б). У модульных организмов в отличие от унитарных происходит многократное образование основных структурных элементов – модулей. Эта особенность онтогенеза определяет специфику строения, функционирования, механизмов регуляции, экологии, эволюции и позволяет рассматривать модульную организацию в качестве особого модельного объекта в любых биологических исследованиях (Марфенин, 1999, 2002; Нотов, 1999; Notov, 2011 и др.).

П-ряды структур оказываются более масштабными и полными при достаточно сложной дифференциации тела. Она, как правило, сопряжена с иерархией структурных элементов, которая детально описана, например, для геммаксилярных растений (Гатцук, 2008а). Такое строение при модульной организации облегчает возникновение внешне сходных структур, представляющих разные иерархические уровни. В этой связи при анализе П-преобразований особого внимания заслуживают высшие растения и модульные животные. Применительно к грибам, имеющим более простую структурную организацию, проблема П-интеграции еще не обсуждалась и нуждается в специальном изучении. Ниже приведены комментарии о характере распространения возможных П-преобразований и путях выявления новых типов ПС. Указаны найденные в литературе цифровые данные, но для более корректной количественной оценки встречаемости разных типов ПС необходимы специальные исследования. Эволюционная интер-

претация предполагаемых модусов трансформации также требует более детального обсуждения и анализа. Однако попытка оценить выявленное разнообразие может способствовать формированию подхода к дальнейшей систематизации и изучению ПС.

Высшие растения. У сосудистых растений ПС были предметом специального исследования (Gausсен, 1947, 1952; Кузнецова, 1985, 1986, 1992, 1998; Мейен, 1988 и др.). На примере этой группы выяснены основные структуры, сопряженные с П-интеграцией и модусы их трансформации (Кузнецова, 1986, 1992, 1998). П-семофилезы отличаются по масштабу и уровню преобразования структурно-функциональной организации. Одни из них приводят к ее качественному усложнению или к изменению границ между вегетативной и генеративной сферами. Другие связаны лишь с незначительной на уровне организма перестройкой отдельных его структур.

К первой группе можно отнести преобразования, связанные с появлением теломного, синтеломного, побегового уровней морфологической организации у сосудистых растений. Иногда их рассматривают как этапы качественной полимеризации и выделяют дополнительные ступени (Хохряков, 1981 и др.). В этих случаях трансформировалась структура организма в целом, а в результате интеграционных процессов возникали основные органы высших растений. Некоторые семофилезы, связанные с появлением и последующим преобразования листьев, побегов, спорофиллов, стробил, а позднее семезачатков, сложных фруктификаций и цветков, вероятно, были сопряжены с П-агрегацией (см. Мейен, 1984; Кузнецова, 1986; Мейен, 1987, 1988, 2009).

Например, возникновение побегов у большинства сосудистых растений традиционно связывают с образованием макрофилльных листьев (Хохряков, 1981; Beerling, Fleming, 2007; Мейен, 2009). Этот процесс осуществлялся благодаря дифференциации системы теломов. Первый цикл интеграции завершился образованием разветвленной системы однородных осей побегового строения с листьями макрофилльной природы. Следующий этап дифференциации был связан с формированием побегов и их систем, морфологически и функционально сходных с листьями. Эту стадию можно рассматривать как начало второго П (Кузнецова, 1986). Ей соответствуют, например, филломорфные ветви видов рода *Phyllanthus* L. Их сходство с листьями увеличивается благодаря редукции ассимилирующих листьев на основных осях таких ветвей. Разнообразные филломорфные ветви встречаются в различных таксонах цветковых и голосеменных растений (Hallé et al., 1978; Матюхин, 2010). С точки зрения ПС к ним приближаются филлокладии. Наличие филломорфных ветвей рассматривается в качестве ключевого признака архитектурной модели Cook. По предварительным данным она отмечена в 20 родах и 10 семействах покрытосеменных (Hallé et al., 1978). Особенно широко распространены филломорфные ветви, филлокладии и специализированные брахибласты, в разной степени сходные с листья-

ми, у хвойных (класс Pinopsida). Из 58 родов, представляющих 7 семейств этого класса, Д.Л. Матюхиным (2010) проанализирован 41 род. Филломорфные ветви и филлокладии отмечены более чем у половины родов и почти во всех семействах (25 родов из 6 семейств). Брахибласты выявлены в 6 родах из 4 семейств. У ископаемых голосеменных специализированные побеги также были весьма разнообразны (Meuyen, 1984; Мейен, 1987).

Формирование цветка с позиции псевдантовой гипотезы могло быть сопряжено с интеграцией многоосных флоральных единиц, а с точки зрения гипотезы антокорма есть цветки, соответствующие целому антокорму и «элементарные цветки» возникшие из соподчиненных элементов префлоральных структур (см. Кузнецова, 1986). Последующая П-интеграция была связана с формированием псевданциев разной степени сложности. Подобные цветку элементы соцветий могут представлять простые и двойные корзинки, зонтики, циатии (см. Кузнецова, 1986, 1992; Classen-Bockhoff, 1990 и др.). По некоторым данным псевданции распространены более чем в 40 семействах (Classen-Bockhoff, 1990). Однако специальное изучение разных групп позволяет постоянно выявлять новые примеры (Sokoloff et al., 2006).

На базе определенных структур могла осуществляться серия интеграционных циклов более низкого уровня. Некоторые циклы были сопряжены с изменением границ между вегетативной и генеративной сферами, другие происходили в пределах структуры, представляющей одну из них. «Включение» элементов вегетативной сферы в генеративные структуры неоднократно происходило при формировании дополнительных покровов женской репродуктивной сферы (Meuyen, 1984; Кузнецова, 1986; Мейен, 1987, 1988, 2009). Эти процессы осуществлялись при формировании семезачатка, верхней и нижней завязи, гипантиев и подобных им структур, возникающих на основе оси соцветия (например, сиконии). П-агрегация привела также к возникновению спорофиллов, стробил, сложных фруктификаций голосеменных растений (Meuyen, 1984; Кузнецова, 1986; Мейен, 1987, 1988, 2009). Многие из этих процессов имели большое значение в эволюции сосудистых растений. Например, с появлением семезачатка связало возникновение семенных растений, а формирование нижней завязи было одним из ключевых направлений специализации цветка. Она встречается у представителей более 70 семейств покрытосеменных растений из разных порядков и подклассов (см. Тахтаджян, 1987). П-агрегация стала основой появления семенной чешуи в шишке сосновых (Pinaceae), которые являются наиболее многочисленной группой современных голосеменных. Внешнее сходство со спорофиллом возникло в данном случае в результате сложных интеграционных процессов. Широко распространенным модусом П-трансформации генеративных структур с привлечением элементов вегетативной сферы является формирование псевдотерминального соцветия на основе интеркалярного цветорасположения. Такие пре-

образования имели большое значение в структурной эволюции Fabaceae. На основе синфлоресценций бобовых было реализовано три полных П, а интеркалярное цветорасположение стало связующим звеном между П разных структурных уровней (Кузнецова, 1991, 1992).

П-преобразования в пределах вегетативной сферы чаще всего приводили к формированию филломорфных ветвей и филлокладиев, которые частично рассмотрены выше. Многие из них представляют варианты, лишённые генеративных структур. Они нередко встречаются, например, в разных группах голосеменных (Матюхин, 2010).

Особым разнообразием и широким распространением характеризуются П-ряды форм синфлоресценций, которые реализованы в пределах генеративной сферы. Полные и достаточно полные П-ряды выявлены в семействах Asteraceae, Apiaceae, Rosaceae, Campanulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Acanthaceae, Scrophulariaceae, Gesneriaceae, Ericaceae и др. (Кузнецова, 1985, 1991, 1992 и др.). Варианты флоральных единиц в семействах Asteraceae, Apiaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae группируются в два, и даже в три П-ряда. Флоральные единицы высокой степени агрегации в некоторых таксонах имеют очень широкое распространение. Например, у Asteraceae они часто представлены головкой из корзинок, которую иногда называют синцефалией. Такие структуры отмечены в 70 родах (Crisci, 1974; Кузнецова, 1992). При крайней степени редукции синцефалия становится практически неотличимой от простой корзинки. Возможно, в соцветиях покрытосеменных реализован и четвертый П-ряд (Кузнецова, 1986). Ряды преобразования репродуктивных систем голосеменных сходны с рядами трансформации соцветий. У хвойных обнаружены структуры, похожие на простые, двойные и тройные кисти (см. Meulen, 1984; Мейен, 1987). Выявлены аналогичные модусы преобразования соцветий и листьев (см. Кузнецова, 1986). По-видимому, именно циклы «подчиненных» уровней способствовали увеличению разнообразия ПС.

Возможна П-трансформация и отдельных элементов структур. Она описана, например, для паппусов Asteraceae (см. Кузнецова, 1986). В начале пленчатый паппус преобразовался в настоящий паппус из волосков. На уровне второго П снаружи от первого паппуса сформировался второй, а первый редуцировался. Позднее второй паппус был замещен волосковидными образованиями из покровов семянки.

По-видимому, П-преобразования имели еще большую роль, в структурной эволюции сосудистых растений, чем это представляется в настоящее время. Однако для ее корректной оценки необходим фронтальный анализ ПС. Сохраняет актуальность исследование ПС с привлечением всего имеющегося палеоботанического материала (Мейен, 1988). Для выявления специфики П-преобразований структур разного иерархического уровня целесообразно также использование концепции архитектурных моделей,

представлений о реитерации и иерархической системе структурно-биологических единиц (Hallé et al., 1978; Гатцук, 2008а).

У мохообразных в связи с меньшей степенью структурно-функциональной дифференциации выявление ПС более проблематично. По-видимому, с П-преобразованиями связано формирование структур, защищающих архегонии и молодой спорогон у представителей надпорядка *Jungermannianaе*. Защитные образования разного происхождения формировались у них неоднократно, так же как и новые покровы женской репродуктивной сферы в цветке. У всех мохообразных защитную функцию выполняет разрастающееся брюшко архегония, из которого образуется колпачок. У большинства *Jungermannianaе* благодаря специализации листьев появился периантий. В дополнение к нему возникали различные структуры стеблевого (побегового) происхождения – перигиний, стеблевой колпачок, марсупий, целокаул (см. Шляков, 1975). Защитные структуры разной природы внешне могут быть очень похожи. Например, стеблевой колпачок почти не отличим от «архегониального». Целокаул может напоминать колпачок или вздутый периантий. Анализируемые образования связаны со структурами разного уровня и происхождения (архегоний, лист, побег).

Животные. Исследование П-преобразований у колониальных животных осложняется отсутствием у них в отличие от высших растений единого плана структурной организации элементарного модуля и колониального организма, разной степенью выраженности модульной организации. Процессы обособления вегетативной и генеративной сфер в составе общего тела организма-колонии у животных проявились не так полно и четко, как у растений. Однако выявленные у растений варианты структур и типы архитектуры имеют определенные аналоги у колониальных животных. Например, у кораллов обнаружены архитектурные модели, описанные для тропических деревьев, и сходные процессы реитерации (Hallé et al., 1978; Dauget, 1991). Структура синфлоресценций покрытосеменных растений сопоставима с вариантами ветвления колоний гидроидных полипов. Встречаются полителические и монотелические типы (Тимонин, 2001б), а ряды их преобразования (Marfenin, Kosevich, 2004; Косевич, 2012) можно соотнести с П-рядами синфлоресценций. Все это облегчает поиск подобных П-преобразований. Они так же, как и у высших растений, сопряжены с разными структурными уровнями. Обнаруженные в настоящее время у животных ПС, как правило, связаны с отдельными структурными элементами. Колониальный уровень изучен еще явно недостаточно.

Некоторые аналоги П-семофилезов значительного масштаба, сопряженные с преобразованием структурно-функциональной организации, отмеченные выше для растений, у колониальных животных могли быть связаны с формированием интегрированных «моноклитных» и составных сложных колоний. Такие колонии описаны у некоторых кораллов, асцидий

и мшанок (Dauget, 1991; Романов, 1997; Вискова, 1999). Составные колонии состоят из субколоний определенной структуры (Вискова, 1999). Варианты интеграции зооидов в «моноклитных» колониях в некоторой степени сходны с процессами формирования псевданциев у растений. Например, при слиянии зооидов у кораллов-мозговиков (*Leptoria*, *Diploria*, *Platygygia*) образовались ряды ротовых отверстий, окруженных 2 рядами щупалец и общая гастральная полость. Границы между зооидами при этом утрачиваются, и вся колония уподобляется одиночному организму (Наумов и др., 1987). Сходным образом происходило латеральное слияние цветков в початке видов *Cyclanthus* Poit. ex A. Rich., в котором возникла общая завязь, обрамленная рядами тычинок (Тимонин, 2001б).

Интеграция различных элементов, приводящая к образованию колоний, которые внешне и функционально похожи на одиночные формы, отмечена во всех крупных группах модульных животных (Беклемишев, 1950; Абрикосов, 1987; Наумов и др., 1987; Романов, 1997). Например, у мшанок, объединяющих около 4 тыс. видов, благодаря полному слиянию цистидов сформировались колонии типа *Cristatella* Cuvier (Абрикосов, 1987). При этом возникли общеколонияльные локомоторная мускулатура и нервное сплетение, а колония смогла размножаться путем поперечного деления (Беклемишев, 1950). У мшанок также представлены составные сложные колонии, состоящие из нескольких субколоний (Вискова, 1999). Более половины видов асцидий (около 700 видов) являются колонияльными формами (Романов, 1997). Процессы образования внешне «моноклитных» колоний можно представить у них в виде двух П-рядов. В конце первого возникли массивные колонии из зооидов, а второй завершился кормидиальной колонией (Романов, 1997). Можно выявить также начало следующего П. У *Sycozoa mirabilis* Ока процессы интеграции клоакальных полостей кормидиев привели к образованию единой общеколонияльной клоакальной системы. При этом продольные каналы «растворились» в общей клоакальной камере (Романов, 1997). У гидроидных интеграционные процессы приводили к преобразованию морфогенеза побегов, формированию монопоидиальных колоний, терминальных зон роста (Марфенин, 1993; Marfenin, Kosevich, 2004; Косевич, 2012).

Определенное сходство процессов преобразования структурной организации тела у растений и колонияльных животных выявляется при анализе боковых «аппендикулярных» и пластинчатых структур. Они характерны, например, для морских перьев (*Pennatulacea*). Подобно элементам макрофилла зооиды сливались основаниями и образовали широкие листовидные выросты (Наумов и др., 1987). У горгониевых слияние веточек приводило к появлению веерообразных пластин (Наумов и др., 1987; Sánchez, 2002, 2004). Пластинчатые структуры встречаются также у мшанок (Hageman, 2003).

Интеграционные циклы более низких уровней были сопряжены с фор-

мированием «многоособных органов» (Беклемишев, 1950) и «составных» общеколониальных структур. В качестве «многоособных органов» можно рассматривать корзиночки видов рода *Aglaophenia* Lamouroux (Thesophoga), которые представляют специализированный кормидий. Он состоит из ряда кормящих зооидов, каждый из которых заключен в гидротекку и окружен тремя защитными зооидами. Внутри корзиночки есть недоразвитые особи медузоидного поколения (Наумов и др., 1987). Подобные структуры внешне похожи на псевданции цветковых растений. У некоторых гидрокораллов центральный гастрозоид с крупным ротовым отверстием окружен напоминающими щупальца безротыми дактилозоидами. Вся группа структурно и функционально уподобляется одному зооиду. Сходным образом организован циатий видов рода *Euphorbia* L. (Тимонин, 2001б). Его центральный женский цветок окружен монохазиями из однотычиночных мужских цветков. Оригинальные компактные группы зооидов встречаются у гидроидов из отряда Chondrophorida. Их структура аналогична модели строения частного соцветия *Petagnia saniculifolia* Guss., которое состоит из центрального женского цветка и приросших к его завязи мелких мужских цветков (Тимонин, 2001б). В качестве «составных» общеколониальных структур можно рассматривать полисифонные стволы у гидроидов из рода *Eudendrium* Ehrenberg, которые являются результатом срастания осевых элементов колонии (Наумов и др., 1987).

Большинство исследователей отмечали независимое происхождение основных типов колоний, форм ветвления во многих группах и кладях колониальных беспозвоночных (Романов, 1997; Вискова, 1999; Журавлев, 1999; Hageman, 2003; Mckinney, Mcghee, 2003; Marfenin, Kosevich, 2004 и др.). Сетчатый характер структурной эволюции позволяет предполагать еще более значительную по сравнению с современными представлениями роль П-преобразований у модульных животных. Фронтальный анализ ПС в разных группах и таксонах модульных животных сопряжен с развитием концепции архитектурных моделей на зоологическом материале (Hallé et al., 1978; Dauget, 1991). Пока еще не разработана система структурных единиц для колониальных животных аналогичная той, которая создана для семенных растений (Гатцук, 2008а). Она облегчила бы изучение модулов преобразования единиц каждого иерархического уровня. Определенные шаги сделаны применительно к мшанкам, у которых выделяют кормидии, субколонии (Вискова, 1999).

Грибы и лишайники. Более простая по сравнению с высшими растениями и модульными животными структурно-функциональная организация и отсутствие четкой структурной иерархии у грибов ограничивали появление ПС. Вершиной структурной эволюции грибов, как и других групп таллофитов, стала кладомная организация (Змитрович, 2010). Дифференциация лучше выражена при многоосевом кладомном типе стро-

ения, а максимальное морфологическое расчленение характерно для некоторых лишайников (лихенизированных грибов). Уровень целостности этих симбиотических ассоциаций приближается к организменному (Алеев, 1986), что позволяет анализировать их вместе с модульными организмами. Такой подход оправдан и с позиций развиваемой в настоящее время концепции аутоценоза (Савинов, 2012). С П-преобразованиями, по-видимому, связаны процессы дифференциации элементов вторичного слоевища у представителей родов *Cladonia* P. Browne и *Stereocaulon* Hoffm. Их внешне сходные вертикальные оси слоевища и образующиеся на них латеральные элементы имеют разное происхождение (см. Домбровская, 1996). Выявляется прямая или косвенная связь этих структур с разными элементами первичного горизонтального слоевища (чешуйка или апотечий, структура в целом или ее часть). Примером ПС могут быть также простые и сложные апотечии Agarosporaceae. У видов рода *Glypholecia* Nyl. сложные апотечии образовались благодаря слиянию многочисленных мелких простых (Голубкова, 1988).

Таким образом, сделанные выше комментарии свидетельствуют о широком распространении ПС в разных группах модульных организмов, особенно при достаточно сложной структурной организации тела. Почти все современные представления о морфологической эволюции сосудистых растений прямо или косвенно связаны с П-процессами (Хохряков, 1981; Кузнецова, 1986, 1998; Мейен, 1988; Beerling, Fleming, 2007). Многочисленные аналогии структурных преобразований у модульных животных и растений позволяют предположить, что при специальном анализе животных будет подтверждено еще большее значение П-интеграции.

СТИСЕМНАЯ СПЕЦИФИКА МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Структурные и функциональные особенности модульных организмов, своеобразие их индивидуального развития рассмотрены в специальных работах (Марфенин, 1993, 2008; Нотов, 1999). Ключевым признаком является циклический морфогенез, который сопряжен с многократной реализацией относительно автономных морфогенетических программ. Благодаря этому модульная организация отличается от унитарной комплексом взаимосвязанных и взаимообусловленных признаков (Нотов, 1999; Марфенин, 2008).

Циклический морфогенез определяет и системную специфику модульных организмов. Постоянное образование внутри биосистемы относительно автономных элементов обуславливает «неопределенность» и «подвижность» ее внешних границ. Они изменяются в процессе роста организма. В результате такой «внутренней» репродукции в пределах биосистемы формируется многокомпонентная сеть из равноценных элементов. Их совокупность является функциональной основой и «резервным» фондом системы. Он обеспечивает ее надежное функционирование, участие в процессах «внешней» репродукции (вегетативное размножение) и эволюцион-

ной трансформации. Благодаря ему реализуются регуляционные процессы. Модульный принцип сохраняется на всех уровнях структурной иерархии. Элементы каждого уровня равноценны и многократно «репродуцируются» в пределах биосистемы. Это свойство в сочетании с другими признаками является основой ее системной специфики. Благодаря морфогенетической и морфологической обособленности элементов всех уровней часть общих фундаментальных свойств биосистем получает у модульных объектов более четкое внешнее проявление. Среди них динамичность, цикличность, иерархичность, фрактальность. Постоянный рост и формирование новых модулей существенно облегчают выявление этих признаков на морфологическом уровне (Notov, 2011). Аналогичные свойства унитарных биосистем выявляются только на анатомическом уровне.

Относительная автономность и равноценность элементов, их многократное образование в пределах биосистемы определяет ее сходство с системами популяционного уровня. Оно затрагивает все основные стороны организации – структуру, функционирование и развитие (Нотов, 1999). Регуляция их, так же как и модульной биосистемы, нецентрализованная (Марфенин, 2002). Она осуществляется путем изменения интенсивности образования новых элементов и их числа. Модульные организмы разные исследователи неоднократно пытались представить как колонию, или метапопуляцию, применяли к ним «демографические» методы анализа (White, 1979; Марфенин, 1993 и др.). Еще большим сходством с популяциями обладают модульные объекты, способные к партикуляции и образованию клонов (Fagerstrom, West, 2011). При потере физической связи между частями модульного организма рама практически невозможно отличить от генет. Эти особенности свидетельствуют о невысокой целостности модульных организмов.

Относительно невысокая целостность модульных биосистем проявляется не только в характере связей между элементами, типе регуляции, но и в особенностях их программы развития, ее информационном обеспечении, специфике внешних взаимоотношений. Циклический морфогенез является следствием блочности общей программы развития, которая предполагает многократную реализацию разных относительно автономных морфогенетических подпрограмм. Их регулярное включение обеспечивает органическое единство эмбриогенеза, ростовых и репродуктивных процессов, облегчает возникновение разных вариантов вегетативного размножения, гомеозиса (Нотов, 2015). Вероятно, есть определенная специфика в структурной и функциональной организации геномов модульных организмов (Лутова, 2013). У модульных животных, по-видимому, ниже степень целостности *НОХ*-кластера (устное сообщение В.В. Исаевой), играющего основную роль в осевой разметке тела (Корчагина и др., 2010 и др.). Выявляется также более выраженная по сравнению с унитарными организмами «открытость» модульной биосистемы к многим типам

внешних взаимодействий. Она проявляется в значительной поливариантности развития, более широком распространении гибридизации, полиплоидии, апомиксиса (Лодкина, 1983; Лутова, 2013; Батыгина, 2014). У некоторых модульных животных и растений существенную роль играет естественный химеризм (Rinkevich, 2011).

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И СТРУКТУРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Системные особенности модульной организации определяют специфику процессов структурной эволюции этих биосистем. Основой эволюционных преобразований системы является характерный для модульных организмов полимерный фонд элементов. Их множественность, равноценность, невысокая целостность, относительная автономность и простота строения создают предпосылки для интеграции элементов. Указанный комплекс признаков повышает также вероятность комплексования. Среди универсальных вариантов структурных преобразований, описанных Ю.В. Мамкаевым (1991, 1996), у модульных организмов особую роль играют модусы, связанные с изменением числа элементов. Среди них «сборка», «присоединение элементов». Эволюционные преобразования модульной биосистемы сопряжены с изменением количественных характеристик полимерного фонда модулей, так же как и процессы ее функционирования и регуляции.

Осуществление интеграционных процессов у модульных организмов облегчается благодаря четко выраженной способности к слиянию (срастанию) их структур. Она широко распространена у растений, животных, грибов (Савельева, 1969; Sattler, 1978; Glass et al., 2000 и др.). Процессы и явления, которые описывают как «срастание», крайне разнообразны. Они включают разные варианты «конгенитального» и «постгенитального» срастаний и другие формы (см. Sattler, 1978; Тимонин, 2001б и др.). Однако, независимо от механизмов, возникновению слитности структур способствуют открытый рост, постоянная меристематическая и морфогенетическая активность. Анализ современных и ископаемых форм подтверждает значительную роль процессов срастания в формировании структурного разнообразия растений и модульных животных (Беклемишев, 1950; Meyen, 1973, 1984; Наумов и др., 1987; Мейен, 1987, 1988, 2009; Красилов, 1989; Вискова и др., 1999 и др.).

Блочность программы развития модульного организма, относительная автономность ее подпрограмм обуславливает также определенную автономность, независимость эволюционных преобразований структур (Лодкина, 1983; Тимонин, 2006). При этом возможно сохранение в организме и модулей исходного строения (Тимонин, 2006). Определенная автономность морфогенетических подпрограмм облегчает также их субституцию, перестановку, наложение, что существенно увеличивает частоту гомеозисных преобразований (Meyen, 1984; Sattler, Rutishauser, 1997; Ти-

монин, 2006). Они играли важную роль в эволюции модульных организмов (Нотов, 2015). Благодаря этим особенностям увеличивается роль сальтаций в эволюции модульных организмов (Meulen, 1973; Тимонин, 2006).

Интеграционные процессы не нарушают модульного принципа организации. Преобразованная биосистема также состоит из равноценных, относительно автономных, но более интегрированных и целостных элементов, которые многократно воспроизводятся в пределах данной системы. Образуется полимерный фонд из новых структур. Он является базой для следующих циклов интеграции, которые способствуют возникновению иерархии элементов. В связи с ограниченным набором потенциальных модусов структурных преобразований модульной системы элементы более высокого уровня формируются благодаря комплексованию. Они «собираются» из единиц предыдущего уровня. Такие циклы стали основой ПС.

Периодичность и цикличность структурной агрегации являются ключевыми атрибутами морфологической эволюции. Они обеспечили формирование моно-, мета-, и ценометабионтов, которые представляют основные уровни функциональной организации организменных биосистем (Алеев, 1986). Если первые два уровня представлены у модульных и унитарных организмов, то ценометабионтный сопряжен только с модульной организацией. Кроме этого магистрального пути у модульных биосистем реализуются также «промежуточные» циклы интеграции, приводящие к очередному качественному усложнению структурно-функциональной организации в пределах мета- и ценометабионтного уровней. Связанные с ними структурные преобразования приобретают четкое морфологическое выражение. Например, теломный, синтеломный и побеговый уровни, или кладофиты и телофиты у метабионтных растений, простые колонии и составные колонии у ценометабионтных животных (Хохряков, 1981; Вискова, 1999; Змитрович, 2010). Иногда эти циклы рассматривают как этапы качественной полимеризации и выделяют больше ступеней или уровней интеграции (Хохряков, 1981 и др.). При достижении определенного уровня дифференциации осуществляются серии «промежуточных» интеграционных циклов более низкого уровня. Благодаря им трансформируются только отдельные части, структуры организма (соцветие, цветок, лист, кормидий). П-преобразования могут происходить в рамках циклов любого уровня, но большая их часть сопряжена с «подчиненными» уровнями. Таким образом, благодаря большому числу и соподчиненности интеграционных циклов выявляется их иерархичность и фрактальность, которые проявляются и в организации трансформированных модульных биосистем.

П-ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ПРОБЛЕМА ЦЕЛОСТНОСТИ БИОСИСТЕМ

Цикличность и П-цикличность эволюционных преобразований обусловила формирование у модульных организмов со сложной дифференциацией тела иерархически соподчиненных фрактальных программ развития. Их

морфогенетические подпрограммы обладают разным уровнем целостности. Процессы морфогенеза обеспечивают самоподобие единиц разных уровней в структурном и организационном отношениях (Notov, 2011). Морфологическая обособленность элементов всех уровней и организационное единство объединяющих их подсистем в некоторой степени обусловлены относительной автономностью циклов семофилеза. Эта автономность облегчает их выявляемость. Динамичность, цикличность иерархичность фрактальность достаточно четко определяются как при анализе организации модульных биосистем, так и сопряженных с ними динамических процессов разного масштаба. Среди них морфогенез, онтогенез, жизненный цикл, семофилез. Каждый из них благодаря относительной автономности соподчиненных с ними элементов и процессов, меньшей степени детерминированности и большим уровнем поливариантности, характеризуется менее высокой по сравнению с унитарными объектами целостностью (Нотов, 1999; Notov, 2011).

П-преобразования являются удобным модельным объектом для анализа целостности модульных биосистем. Рассматривая эволюционный процесс в виде сложной системы авторегулируемых циклов, необходимо оценивать, прежде всего, механизмы и характер преобразования системы корреляционных связей (Шмальгаузен, 1982). Именно «наличие корреляционных систем... обуславливает известную стойкость организации», а «стойкость организма объясняется... сложностью системы связей, объединяющих все его части в одно целое» (Шмальгаузен, 1982, с. 84).

Одним из критериев целостности и устойчивости биосистемы может быть стабильность границ ее морфофункциональных подсистем и структур. Их лабильность и «подвижность» свидетельствуют об относительно низкой целостности. П-преобразования практически всегда сопряжены с «подвижностью» этих границ, которые в пределах П-рядов могли изменяться многократно. Известны многочисленные примеры их трансформации в пределах побега высших растений. Например, при образовании филломорфных ветвей в «функциональный» филлом привлекались различные осевые структуры. В некоторых случаях в его составе оказывались даже элементы генеративной сферы. Формирование многих генеративных структур происходило с участием элементов вегетативной сферы. Так образовывались покровы семязачатка, сиконии и псевдотерминальные соцветия, которые включили в себя часть скелетных осей. Защитные структуры вокруг репродуктивных органов печеночников возникали на основе разных частей побегов. У представителей рода *Cladonia* направленность процессов трансформации была иной. У них элементы апотециев участвовали в формировании вегетативных осей вторичного слоевища. Отсутствие четких границ между отдельными органами и функциональными подсистемами у колониальных животных проявилось в образовании общеклониальных структур. В некоторых группах их появление значительно

но усилило колониальную интеграцию. Среди них, например, общая гастральная полость гидроидов, общие клоакальные полости туникат. Иногда интеграция достигала еще большего уровня. Формировались единая колониальная клоакальная система, общие ротовые отверстия (см. Наумов и др., 1987; Романов, 1997).

Легкость комплексирования элементов при осуществлении интеграционных циклов также свидетельствует об относительно невысокой целостности биосистемы. Неоднократные «слияния» элементов одних подсистем и «привлечение» элементов других подсистем в П-семофилезах определили широкое распространение сложных преобразований, при которых одновременно изменялось число элементов и их структура, реже отношения между элементами. Изменение числа элементов часто приводило к приобретению нового качества, а характер отношений между элементами на разных уровнях мог оставаться прежним. Например, при разнообразных преобразованиях вегетативной и генеративной сфер у геммаксилярных растений сохранялось пазушное положение почек и побегов. Зависимость и неравноценность основных модусов трансформации также свидетельствуют о достаточно низкой целостности модульных биосистем. В рассматриваемых системах границы подсистем не определены жестко, а связи между элементами слабые. Легкость, с которой изменяется число элементов, свидетельствует о недостаточной силе корреляционных связей, которые в более целостных системах препятствуют изменению числа элементов (Мамкаев, 1991). Комплексирование было широко распространено и при слиянии зооидов. В ряде случаев оно приводило к формированию «вторично одиночных» форм. Подобные преобразования выявлены у мшанок, кораллов, туникат (Беклемишев, 1950; Наумов и др., 1987; Романов, 1989; Вискова и др., 1999; Sánchez, 2002; Nageman, 2003 и др.). Степень агрегации элементов колонии при этом могла достигать высокого уровня. Например, у кораллов-мозговиков (*Leptoria*, *Diploria*) все полипы слились воедино (Наумов и др., 1987). Колония приобрела вид полушария, на поверхности которого сформировались борозды со щелями, образовавшимися из слившихся ртов полипов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

П-преобразования играли важную роль в структурной эволюции сосудистых растений и, по-видимому, модульных животных. Их широкое распространение связано с особенностями морфогенеза и онтогенеза, системной спецификой модульной организмов. Цикличность интеграционных процессов обусловлена относительной простотой строения, автономностью и невысокой степенью целостности.

Модульные организмы как определенный тип организации, и как объекты, трансформирующиеся в ходе эволюционных преобразований, также обладают рядом свойств, свидетельствующих об их относительно невысокой целостности. Дальнейшее изучение процессов П-интеграции позволит

глубже и полнее оценить весь комплекс характеристик, прямо или косвенно связанных с целостностью биосистем (Урманцев, 2014). Методологической основой подобных исследований может быть концепция эволюции онтогенеза И.И. Шмальгаузена (1982 и др.). Необходим также детальный сравнительный анализ интеграционных процессов у модульных и унитарных организмов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Ведущие научные школы Российской Федерации» (грант НШ 52.82.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрикосов Г.Г. 1987. Класс Мшанки (Bryozoa) // Жизнь животных. 2-е изд. Т. 1. М.: Просвещение. С. 408–415.
- Алеев Ю.Г. 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Беклемишев В.Н. 1950. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне симметричных животных // Успехи совр. биол. Т. 29. Вып. 1. С. 91–120.
- Батыгина Т.Б. 2014. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: ДЕАН. 764 с.
- Вискова Л.А. 1999. Разнообразие модульной организации постпалеозойских морских мшанок // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 99–108.
- Гатцук Л.Е. 2008а. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Разд. 1.3. Киров: Лобань. С. 26–47.
- Гатцук Л.Е. 2008б. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. биол. и экол. Вып. 9. № 25. С. 29–41.
- Голубкова Н.С. 1988. Лишайники семейства Acarosporaceae Zahlbr. в СССР. Л.: Наука. 134 с.
- Домбровская А.В. 1996. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР. СПб.: Мир и семья-95. 270 с.
- Журавлев А.Ю. 1999. Модульность и становление кембрийской рифовой экосистемы // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 29–40.
- Змитрович И.В. 2010. Эпиморфология и тектоморфология высших грибов. СПб. 272 с.
- Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А. 2010. НОХ-кластер и эволюция морфогенезов // Онтогенез. Т. 41. № 5. С. 353–363.
- Косевич И.А. 2012. Морфогенетические основы эволюционных усложнений организации побегов текатных гидроидных (Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 213–227.
- Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука. 264 с.

- Кузнецова Т.В.* 1985. Методы исследования соцветий. 2. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 6. С. 92–105.
- Кузнецова Т.В.* 1986. О явлении псевдоциклического сходства у высших растений // Журн. общ. биол. Т. 47. № 2. С. 218–233.
- Кузнецова Т.В.* 1991. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. бот. М.: ВИНТИ. Т. 12. С. 51–174.
- Кузнецова Т.В.* 1992. Морфология соцветия: анализ комплементарных подходов: Автореф. дис. . . д-ра биол. н. М. 44 с.
- Кузнецова Т.В.* 1998. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биол. Т. 59. № 1. С. 74–103.
- Лодкина М.М.* 1983. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. Т. 44. № 2. С. 239–253.
- Лутова Л.А.* 2013. Современные аспекты генетики развития растений // Вавиловский журн. генетики и селекции. Т. 17. № 4/2. С. 1003–1016.
- Мамкаев Ю.В.* 1991. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка. С. 33–55.
- Мамкаев Ю.В.* 1996. Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Журн. общ. биол. Т. 57. № 2. С. 40–51.
- Марфенин Н.Н.* 1993. Феномен колониальности. М.: МГУ. 239 с.
- Марфенин Н.Н.* 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Марфенин Н.Н.* 2002. Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биол. Т. 63. № 1. С. 26–39.
- Марфенин Н.Н.* 2008. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. биол. и экол. Вып. 9. № 25 (85). С. 147–161.
- Матюхин Д.Л.* 2010. Типология вегетативных побегов в классе Pinopsida // Изв. ТСХА. № 5. С. 46–56.
- Мейен С.В.* 1987. Основы палеоботаники. М.: Недра. 404 с.
- Мейен С.В.* 1988. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука. С. 91–103.
- Мейен С.В.* 2009. Теоретические основы палеоботанических исследований. М.: ГЕОС. 108 с.
- Наумов Д.В., Пастернак Ф.А., Гинецинская Т.А.* 1987. Тип Кишечнополостные // Жизнь животных. 2-е изд. Т. 1. М.: Просвещение. С. 154–227.
- Нотов А.А.* 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. Т. 60. №1. С. 60–79.
- Нотов А.А.* 2015. Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 248–257.
- Романов В.Н.* 1997. К вопросу о происхождении и эволюции колониальности у асцидий (Tunicata) // Зоол. журн. Т. 76. № 11. С. 1348–1360.

- Савельева Л.С.* 1969. Срастание корневых систем древесных пород. М. 72 с.
- Савинов А.Б.* 2012. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биол. Т. 73. № 4. С. 284–301.
- Тахтаджян А.Л.* 1987. Система магнолиофитов. Л.: Наука. 439 с.
- Тимонин А.К.* 2001а. Динамическая морфология Р. Саттлера // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб.: Санкт-Петерб. союз ученых. С. 57–64.
- Тимонин А.К.* 2001б. Роль морфологии в ботанике // Там же. С. 10–17.
- Тимонин А.К.* 2006. Модульная организация высших растений и специфика эволюционной морфологии растений // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Ч. 1. Казань. С. 105–107.
- Урманцев Ю.А.* 2014. Общая теория систем в доступном изложении. М., Ижевск: РХД. 408 с. (Сер. мат. и мех.).
- Хохряков А.П.* 1981. Эволюция биоморф растений. М.: Наука. 167 с.
- Шляков Р.Н.* 1975. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л.: Наука. 148 с.
- Шмальгаузен И.И.* 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. М.: Наука. 383 с.
- Beerling D.J., Fleming A.J.* 2007. Zimmermann's telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique // Current Opinion in Plant Biology. V. 10. № 1. P. 4–12.
- Classen-Bockhoff R.* 1990. Pattern analysis in pseudanthia // Plant syst. evol. V. 171. № 1–4. P. 57–88.
- Crisci J.V.* 1974. Revision of the genus *Moscharia* (Compositae: Mutisieae) and a reinterpretation of its inflorescence // Contrib. gray herb. V. 205. P. 163–173.
- Dauget J.-M.* 1991. Application of tree architectural models to reef-coral growth forms // Mar. biol. V. 111. № 1. P. 157–165.
- Fagerstrom J.A., West R.R.* 2011. Roles of clone-clone interactions in building reef frameworks: principles and examples // Facies. V. 57. Iss 3. P. 375–394.
- Gaussen H.* 1952. L'évolution pseudocyclique // Ann. biol. Ser. 3. T. 28. Fasc. 7–8. P. 207–225.
- Gaussen H.* 1947. Surévolution et sénilité chez les végétaux. Le problème de la succulence, l'évolution inhibitrice // La rev. sci. 85 ann. 128 p.
- Glass N.L., Jacobson D.J., Shiu P.K.T.* 2000. The genetics of hyphal fusion and vegetative incompatibility in filamentous ascomycete fungi // Ann. rev. genetics. V. 34. P. 165–186.
- Hageman S.J.* 2003. Complexity generated by iteration of hierarchical modules in Bryozoa // Integr. comp. biol. V. 43. P. 87–98.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.* 1978. Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin: Heidelberg; N.-Y.: Springer. 442 p.
- Marfenin N.N., Kosevich I.A.* 2004. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern // Hydrobiologia. V. 530–531. P. 319–327.

- 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. № 2. P. 235–260.
- Meyen S.V.* 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. rev.* V. 39. Iss 3. P. 205–260.
- Meyen S.V.* 1984. Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // *Bot. rev.* V. 50. № 1. P. 1–111.
- Notov A.A.* 2011. Modular organization – a model for biological research // *Wulfenia.* V. 18. P. 113–131.
- Rinkevich B.* 2011. Quo vadis chimerism? // *Chimerism.* V. 2. Iss 1. P. 1–5.
- Sánchez J.A.* 2002. Dynamics and evolution of colony form among branching modular organism: Ph. D. Buffalo, N.-Y. 137 p.
- Sánchez J.A.* 2004. Evolution and dynamics of branching colonial form in marine modular cnidarians: gorgonian octocorals // *Hydrobiol.* V. 530. № 1. P. 283–290.
- Sattler R.* 1978. ‘Fusion’ and ‘continuity’ in floral morphology // *Notes roy. bot. gard. Edinb.* V. 36. P. 397–405.
- Sattler R., Rutishauser R.* 1997. The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research // *Ann. bot.* V. 80. № 5. P. 571–582.
- Sokoloff D., Rudall P.J., Remizowa M.* 2006. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // *J. exp. bot.* V. 57. № 13. P. 3517–3530.
- White J.* 1979. The plant as a metapopulation // *Ann. rev. ecol. syst.* V. 10. P. 109–145.

Pseudocyclic transformation in the evolution of modular organisms and the problem of the integrity of biological systems

A.A. Notov

Pseudocyclic (P) integration was of great importance in the evolution of modular organisms. Its wide distribution is due to the peculiarities of their morphogenesis, ontogenesis, system specific. P-transformation involve changing the boundaries of the subsystems and structures, with relatively low modular integrity of biological systems.

Keywords: Pseudocyclic integration, structural evolution, modular organisms, integrity of biological systems.

УДК 573.22; 575.8; 576./3.7; 576.6; 57.063

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОСТРАНСТВА ЛОГИЧЕСКИХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ И ЕГО ДЕЛЕНИЕ НА ПЛАСТИЧНУЮ, АДАПТИВНУЮ И РЕГИДНУЮ ЗОНЫ

Г.А. Савостьянов

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

Предлагается подход к вычислению пространства логических возможностей в развитии многоклеточных организмов. Основой подхода служит формализованный анализ процессов специализации клеток и их интеграции в элементарные единицы многоклеточности – гистионы. Предлагаются необходимые для такого анализа параметры и критерии для количественного измерения развития. С их помощью описанное пространство систематизируется в виде периодической таблицы и делится на три зоны: пластичную, адаптивную и регидную. Дается количественное описание этих зон.

ВВЕДЕНИЕ

Описательный этап становления биологии развития уже привел к выработке нескольких крупных обобщений и идей. Во-первых, это идея прогрессивного развития, породившего многообразие жизни. Во-вторых, ограниченность такого многообразия пространством логических возможностей, которое в принципе вычислимо. В-третьих, в рамках этого пространства развитие циклично, т. е. для него характерна направленность и периодичность (повторяемость). Причины явлений, отраженных этими идеями, остаются пока неизвестными. Тем не менее, на их основе многими биологами неоднократно предпринимались попытки построения периодических систем, подобных системе элементов в химии. Обзор некоторых из этих попыток дан И.Ю. Поповым (2008). К сожалению, все они являются интуитивными, качественными и носят подражательный характер, количественных параметров для таких таблиц пока нет.

Подобное положение отмечалось и в химии при ее рождении из алхимии. Тогда описательный период привел к выработке понятий о молекулах как элементарных единицах сложных веществ, а также о составляющих их элементах. К середине XIX в. было открыто более 60 химических элементов, и среди множества их свойств были найдены такие важные параметры, как валентность и атомная масса. На этой базе стали предприниматься попытки выявления закономерностей в наборе выделенных элементов. Можно назвать закон триад Дёберейнера, спираль Шанкуртуа, а также закон октав Ньюлендса. Ближе всего к открытию периодического закона, связанного с возрастанием атомных весов, подошел Юлиус Лотар Мейер в 1864 г. На этой же основе Д.И. Менделеев в 1869 г. опубликовал свою первую схему периодической таблицы, позволившей сделать ряд уточнений и предсказаний, которые затем блестяще подтвердились.

Сейчас теоретические основы периодического закона осмыслены гораздо полнее. В рамках квантовой механики можно теоретически вывести эту таблицу и даже предсказать «остров стабильности» элементов. Разработаны также различные варианты графического представления таблиц (сейчас их имеется более сотни). Наиболее распространенным является длиннопериодный вариант.

Можно полагать, что и биология пройдет подобный путь: от интуитивного и качественного описания – к формализованному количественному, с немногими необходимыми параметрами. Сейчас мы в начале этого пути. Пока нас слепит многообразие реальных организмов и обилие их признаков. Для дальнейшего продвижения в первую очередь не хватает понятия об элементарных единицах многоклеточности (аналогах химических элементов). Нет также параметра для оценки меры их развития (аналога атомного номера), о чем сетовал еще Ч. Дарвин.

И главное: из множества факторов, влияющих на развитие (мутации, рекомбинации, отбор, генная активность и т. д.), не выделено, не осознано и не поставлено в центр внимания главное, что лежит в основе становления и развития многоклеточности, а именно: процессы специализации и интеграции (т. е. разделения труда). Важная роль этих процессов отмечалась в биологии и социологии со времен Мильн-Эдвардса, А. Смита, Г. Спенсера, Э. Дюркгейма и др. Однако до сих пор эти процессы теряются среди других, а их понимание находится на качественном и интуитивном уровне. Можно сказать, что научного инструментария для описания интердисциплинарного аспекта этих процессов и количественной характеристики меры развития возникающих социальных коллективов пока не разработано.

В течение ряда лет я пытался развить формализованный аппарат для количественного анализа процедуры разделения труда (функций) и социального аспекта многоклеточности (Савостьянов, 2005, 2010, 2012, 2014а, б). Краткому изложению полученных результатов и их дальнейшему развитию и посвящена предлагаемая статья.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Одним из таких понятий является понятие **перечня L функций**, подлежащих разделению. Его необходимо определять опытным путем. Другими словами, непрерывный спектр активности организма в среде нужно расчленить на отдельные функции (например, защита от среды, питание, дыхание, размножение, раздражимость, подвижность и т. д.); каждую из этих функций можно и далее разделять с различной степенью детальности. Перечень таких функций будем обозначать буквами a, b, c, d, e ; эти функции и подлежат разделению.

Таким же важным является понятие об **исполнителях функций** (в нашем случае это клетки, обозначаются кружками). Исполнитель, выполняющий полный набор функций, является **организмом**, неполный – **специализированным членом** организма. Введем также понятие идеализированного **исходного организма** – одноклеточного универсала (например, амебы), самостоятельно и только для себя исполняющего все функции жизненного цикла в режиме автономного выживания (РАВ) с помощью начальных примитивных технологий. Функции в этом режиме будут обозначаться строчными буквами при кружках (рис. 1, сверху). Организм с такими функциями возможности их разделения не имеет. Если же условия среды вынудят его вступить на путь становления многоклеточности, то это становится возможным благодаря осуществлению трех **элементарных актов развития**.

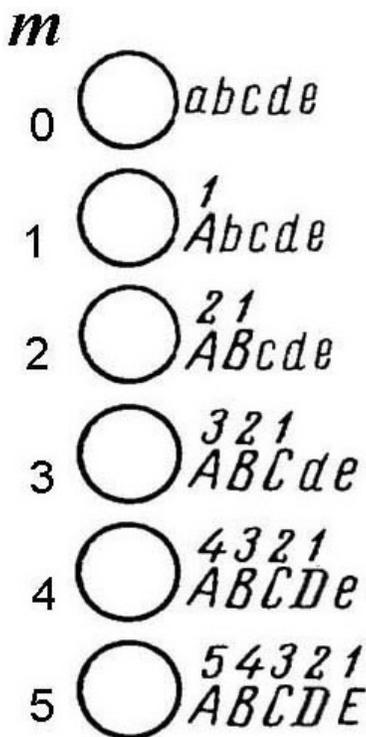


Рис. 1. Схематическое представление элементарных актов приобретения потенций. Сверху вниз показано возрастание числа m функций, вовлеченных в разделение, и приобретение ими генеративных потенций (цифры над буквами при кружках). Столбец цифр в левой части рисунка показывает величину m и число функций, получивших потенции.

Приобретение потенций – первый такой акт. Подобные акты осуществляются в историческом развитии в ходе ароморфозов путем эволюционных нововведений и открытий, создающих отсутствующие ранее возможности (**потенции**) совершенствования технологий отправления функций. Эти потенции переводят функции в режим, допускающий специализацию – РДС. Их приобретение можно сопоставить с принятием решений.

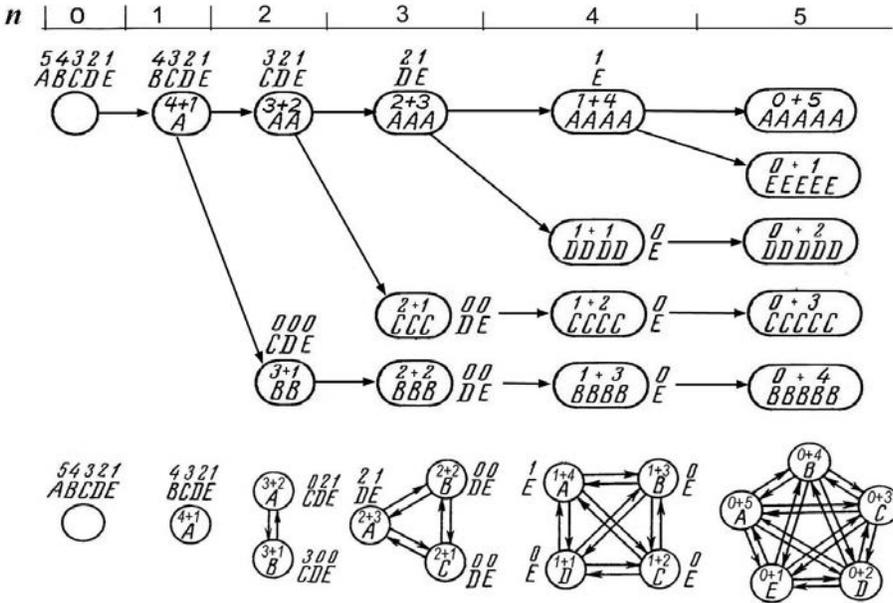


Рис. 2. Схематическое представление реализации потенциалов, возникновения специализированных клеток и их интеграции в гистионы. В верхней части показано превращение генеративных потенциалов в структурные, их реализация и генеалогия возникающих специалистов. Слева направо показаны этапы реализации генеративных потенциалов родоначальника с m , равном пяти путем порождения им других специалистов и превращения себя в узкоспециализированного специалиста по функции А (показано увеличением количества букв внутри кружков и овалов, что отражает рост энергидности). Аналогично, но с уменьшающимся числом актов протекает специализация исполнителей и по другим видам функций. Стрелками показана генеалогия возникающих специалистов. Правые и левые цифры над буквами в кружках означают реализованные и нереализованные структурные потенциалы. Строка цифр в верхней части рисунка показывает величину n и число типов специализированных исполнителей. В нижней части рисунка приведены этапы становления гистионов с m , равным пяти. Отсутствие генеративных потенциалов у некоторых функций в РДС обозначено нулями. Для упрощения символики здесь и далее специализированные функции в кружках обозначаются единичными прописными буквами.

Важным параметром является число функций, получивших потенциалы. Обозначим этот параметр через m . Элементарным актом такого развития будет придание функции одной потенциции к осуществлению одного акта специализации (см. ниже). Функции в РДС обозначим прописными буквами при кружках и овалах (рис. 1). Каждая вновь приобретенная потенциция будет обозначаться единицей над соответствующей прописной буквой. Но поскольку функции, ранее уже переведенные в этот режим, при возникновении очередного партнера также осуществляют нововведения и развиваются, то и им всякий раз добавляется по единице (рис. 1, исполнители с m , равном от одного до пяти). Таким образом, число потенциалов у различных функций оказывается неодинаковым – оно связано с порядком их воз-

никновения, т. е. филогенетическим возрастом: у древних функций число потенций больше, у молодых – меньше.

Приобретенные потенции могут сосредотачиваться у нескольких или у одного универсального родоначальника и составляют его компетенцию. В филогенезе это неспециализированные предки, в онтогенезе – зиготы. Их потенции связаны с функциями в РДС и показаны цифрами над прописными буквами вне кружка (рис. 1). Поскольку эти потенции предназначены для порождения дочерних клеток, назовем их (потенции) **генеративными**. Последовательность приобретения таких потенций может быть разной и должна устанавливаться опытным путем.

Реализация потенций составляет вторые акты развития. Они могут происходить как в историческом, так и в индивидуальном развитии. Рассмотрим их на примере развития родоначальника с $m=5$ (рис. 2, верхняя часть слева). Такие родоначальники способны к неограниченному симметричному делению (бессмертны), что приводит к простому росту их числа и не затрагивает потенций. Вместе с тем они способны и к развитию с реализацией своих потенций.

Реализация генеративных потенций

Она происходит путем порождения дочерних клеток с помощью асимметричных делений родоначальника. Возникающие клетки получают потенции к специализации по одной из функций. Это означает перевод такой функции из РДС в режим осуществляемой специализации (РОС). На рис. 2 в верхней части такие функции обозначены прописными буквами в кружках и овалах. Каждая такая функция сохраняет свою порцию потенций (цифры над буквами в кружках), однако теперь они перестают быть генеративными и приобретают новое качество: способность контролировать процесс специализации функций и возникновение специализированных клеточных структур. Назовем такие потенции **структурными** и обозначим цифрами над буквами в кружках (рис. 2).

Таким образом, генеративные потенции превращаются в структурные и распределяются между дочерними клетками. В этом и состоит реализация генеративных потенций. Этот процесс идет скачками. Его можно сопоставить с детерминацией или коммитированием. Число n функций, получивших такие потенции (и, соответственно, число специализированных клеток), является вторым важным параметром развития. Исчерпание генеративных потенций кладет предел асимметричным митозам и порождению новых дочерних клеток со специализирующимися функциями.

Реализация структурных потенций

Возникшие дочерние клетки, в соответствии с приобретенным набором структурных потенций, оказываются детерминированными на определенное направление специализации. Детерминация проявляется в том,

что у каждой новорожденной клетки одна структурная потенция оказывается реализованной от рождения (правая цифра над буквой в кружке); эта потенция и обозначает направление дальнейшей специализации. Остальные структурные потенции являются нереализованными (левые цифры над буквами в кружках), и клетки приступают к их реализации путем осуществления специализации. Количество таких потенций у каждой функции определяет число возможных актов ее специализации.

Специализация клеток протекает следующим образом. Появление каждой новой детерминированной клетки означает один акт ее специализации и увеличивает значение n на единицу. При этом у всех ранее возникших детерминированных клеток функции в РОС также увеличивают свою специализацию на единицу. Элементарный акт такой специализации – реализация одной структурной потенции и придание функции способности обеспечить потребности одного партнера. В результате серии таких специализаций клетки дифференцируются, совершенствуя технологии отправления функций в РОС (конкретные детали этого совершенствования составляют отдельный аспект развития и здесь не затрагиваются). В итоге возрастает способность клетки удовлетворять потребности возрастающего числа партнеров. В верхней части рис. 2 показано, что с ростом n новорожденные клетки начинают свою специализацию со все более дифференцированного состояния. Предельное число терминально специализированных функций (и клеток) определяется величиной m .

Очевидно, что по мере роста числа n происходит уменьшение числа нереализованных и увеличение реализованных потенций. В связи с этим будем различать **нереализованные** и **реализованные** потенции (рис. 2, верхняя часть, левые и правые цифры над буквами в кружках). И поскольку функции вступают на путь специализации неодновременно, число реализованных структурных потенций у них оказывается разным. В отличие от этого число нереализованных потенций у специализируемых функций на каждом этапе развития всегда одинаково.

Интеграция специализированных клеток в гистионы

Возникающие специалисты уже не выполняют полного набора функций. Чтобы выжить, они интегрируются с партнерами путем обмена метаболитами и услугами (рис. 2, нижняя часть). В итоге для каждого значения m возникает множество клеточных группировок с различными значениями n и представляющих собой элементарные единицы многоклеточности. Мы назвали их **гистионами** (Савостьянов, 2005). Вначале межклеточный обмен в гистионе мог осуществляться при непосредственном клеточном контакте, а после изобретения и нововведения внеклеточного матрикса (общей кассы) и затем клеток-посредников (мезодермы) – с их помощью.

Итак, осуществление трех описанных актов с изменением m и n и составляет прогрессивное развитие гистионов. Это развитие циклично: оно

начинается с универсального родоначальника и заканчивается исчерпанием его потенций. При этом, в отличие от неочевидного приобретения потенций, процессы специализации клеток и их интеграции являются зримым проявлением такого развития. Гистион как элементарная единица многоклеточности представляет собой новый, устойчивый к редукционизму и упускаемый до сих пор самостоятельный объект биологии развития, занимающий уровень между клетками и тканями (Савостьянов, 2005). По своему значению гистионы в биологии играют ту же роль, что молекулы в химии.

Измерение числа различных потенций в развитии гистионов

Проведенная формализация впервые позволила разделить потенции на генеративные и структурные, реализованные и нереализованные. Кроме того, она позволяет давать описание количества различных потенций не только у отдельных функций, но и у гистиона в целом по мере его развития. Убедимся в этом.

Важным свойством потенций является их аддитивность, благодаря чему можно находить не только их число для каждой функции в отдельности, но и **общее число всех потенций** по всем функциям. Это число S зависит только от m , и эта зависимость носит следующий характер:

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

Величина S показывает суммарное количество потенций, приобретенных всеми функциями гистиона в развитии путем ароморфозов. Эта же величина $+1$ показывает общее число клеток генеалогического дерева, как это можно видеть на примере рис. 2. Конкретные механизмы записи в клетках количества потенций пока неизвестны и нуждаются в исследовании, это могут быть специальные участки «молчащей» ДНК.

Рассмотрим теперь отдельные виды потенций. Выше было сказано, что число реализованных структурных S_{pc} потенций у функций в РОС оказывается разным (рис. 2, правые цифры над буквами в кружках). Тогда общее число таких потенций у всех функций гистиона зависит только от n и эта зависимость носит следующий характер:

$$S_{pc} = 1/2 (1+n)n \quad (2)$$

Как можно видеть, эта зависимость аналогична показанной в (1) и справедлива для любого n .

В отличие от S и S_{pc} , общее число нереализованных структурных S_{nc} потенций у специализирующихся функций гистиона зависит уже от обоих параметров m и n . Для каждой отдельной функции гистиона это число одинаково и равно разности $m - n$ (левые цифры над буквами в кружках на рис. 2). Тогда суммарное число нереализованных структурных потенций S_{nc} у всех функций гистиона равно:

$$S_{nc} = (m - n)n \quad (3)$$

Из выражений (1), (2) и (3) можно найти число нереализованных генеративных S_{nc} потенций гистииона. Очевидно, что это число равно разности $S - (S_{pc} + S_{nc})$. Подставив значения этих величин и проведя простейшие преобразования, получаем, что S_{nc} зависит от m и n следующим образом:

$$S_{nc} = 1/2 (m - n)(m - n + 1) \quad (4)$$

Наконец, из уже найденных выражений можно найти и последний показатель, характеризующий динамику потенций в развитии, а именно: число реализованных генеративных потенций S_{pc} . Очевидно, что оно равно сумме нереализованных и реализованных структурных потенций или разности между общим числом потенций и числом нереализованных генеративных потенций, т.е.

$$S_{pc} = S_{pc} + S_{nc} = S - S_{nc} = 1/2 (2m - n + 1)n \quad (5)$$

Итак, с помощью основных параметров процедуры разделения функций (m и n) можно находить не только общий пул потенций, но и разделять их на отдельные виды и, тем самым, говорить о структуре этого пула, а также характеризовать его изменения в развитии. В графической форме это показано на рис. 3 (для наглядности значения m и n увеличены до 10).

Можно видеть, что для каждого значения m в тенденциях изменения численных соотношений различных потенций прослеживаются четкие закономерности. Так, кривые, показывающие число реализованных и нереализованных генеративных потенций, симметричны относительно горизонтали, проходящей через середину оси S и имеют точку пересечения,

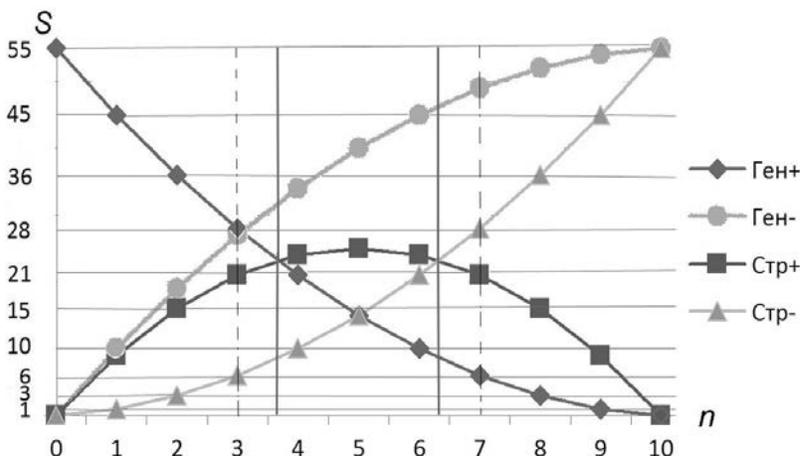


Рис. 3. Графическое представление изменения количества генеративных и структурных потенций гистиионов в развитии при $m=10$. По оси абсцисс и ординат отложены величина n и число S потенций. Ген+ и Ген- это число нереализованных и реализованных генеративных потенций, Стр+ и Стр- это число нереализованных и реализованных структурных потенций. Смысл точек равновесия разъяснен в тексте. Зона адаптивного максимума выделена вертикальными отрезками, зоны «детства» и «зрелости» – штриховыми.

в которой число реализованных и нереализованных генеративных потенциалов уравнивается. Назовем ее **точкой равновесия генеративных потенциалов**. Кроме того, кривые, показывающие число реализованных структурных и нереализованных генеративных потенциалов симметричны относительно вертикали, проходящей через середину оси n и также пересекаются. Назовем это пересечение **точкой равновесия смешанных потенциалов**. Значение этих точек мы рассмотрим ниже. Число нереализованных структурных потенциалов гистионов достигает максимума в середине строк и симметрично минимизируется в их начале и конце, при этом у четных m максимум один, а у нечетных – два. Таким образом, параметры m и n позволяют количественно описывать как общее число потенциалов, так и изменения их состава в развитии. Пока это описание носит гипотетический характер. Проверка предсказываемой динамики потенциалов составляет важную новую задачу экспериментальной биологии развития.

Закон сохранения потенциалов гистиона и происхождение стволовых клеток

Описанная динамика потенциалов позволяет сделать важное заключение. А именно: в соответствии с (1), в любом семействе гистионов общее число потенциалов S определяется величиной параметра m (числа функций в РДС) и меняется только с его изменением. Для процедуры разделения труда это положение имеет силу закона. Сформулируем его следующим образом: **в развитии гистионов при неизменном m и любом значении n общее число потенциалов остается постоянным, меняется лишь соотношение генеративных и структурных, реализованных и нереализованных потенциалов.**

Формально этот закон в графической форме показан на рис. 3. Аналитически его можно записать следующим образом:

$$S = S_{ng} + S_{nc} + S_{pc}, \text{ или} \\ S = 1/2(m - n)(m - n + 1) + (m - n)n + 1/2(n + 1)n = 1/2(m + 1)m \quad (6)$$

Из этого закона вытекает важное следствие: поскольку по мере развития доля нереализованных генеративных потенциалов падает, а число специализированных клеток растет, то возникает момент, когда потенциалов на всех начинает не хватать. Это происходит в точке равновесия генеративных потенциалов. Она делит цикл развития на две неравные части: в левой части все клетки гистиона могут обладать генеративными потенциалами (при их равномерном распределении между клетками), в правой – не все. С момента прохождения этой точки возрастающая часть функций в РДС у возникающих специализированных клеток остается без генеративных потенциалов (на рис. 2 эти функции обозначены нулями). Тогда можно сказать, что в развитии гистионов новые специалисты порождаются только родоначальными клетками с ненулевыми генеративными потенциалами. Они и будут стволовыми. Клетки без генеративных потенциалов могут лишь

увеличивать свою специализацию в соответствии со структурными потенциальными, но быть родоначальниками новых специалистов они неспособны.

Таким образом, закон сохранения потенциалов впервые дает простое объяснение того, почему не могут быть стволовыми все клетки «зрелого» гистиона, почему происходит исчерпание потенциалов в развитии, а также почему у одних стволовых клеток набор потенциалов больше, у других – меньше. Отметим, что в рамках этого закона характер распределения потенциалов между клетками может различаться и должен определяться опытным путем.

Интегральная мера N прогрессивного развития гистиона

Как было сказано, приобретение потенциалов, а также их реализация путем специализации и интеграции клеток и составляют элементарные акты прогрессивного развития гистионов. Связанные с этими актами параметры m и n впервые позволяют оценивать меру такого развития. Этой мерой выступает общее число N всех актов развития. Из значений m и n оно находится следующим образом:

$$N = S + n \text{ или } N = 1/2 (1 + m)m + n \quad (7)$$

Важно подчеркнуть, что параметр n (число специализированных функций или клеточных типов в составе гистионов) является экспериментально определяемым и по нему можно судить о величине m , а стало быть, и N .

Итак, по параметрам m и n можно находить численную меру развития гистионов. Ее можно сопоставить с атомным весом химических элементов. Возможно решение и обратной задачи – по величине N можно определять значение m и n . Подробнее этот вопрос был рассмотрен ранее (Савостьянов, 2012 а).

ПРАВИЛА (ПОСТУЛАТЫ) РАЗВИТИЯ

Разделение труда в реальных сообществах может регламентироваться различными наборами правил, подробно описанных ранее (Савостьянов, 2005, 2010, 2012, 2014). Приведем пример простейшего их набора для идеализированного гистиона.

1) Исходными для развития являются автономные клетки – универсалы, выполняющие все функции только для себя, т. е. в РАВ.

2) В процессе развития состав набора функций L , выполняемых гистионом, остается неизменным, меняются лишь режимы и технологии их осуществления.

3) Последовательность приобретения потенциалов повторяется в последовательности их реализаций. Это правило повторения является аналогом закона Бэра.

4) Обеспеченность всех членов гистиона полным набором функций L сохраняется, меняются лишь способы такой обеспеченности: путем автономного их выполнения или интеграции с партнерами.

5) Общее число функций, выполняемых каждым исполнителем, остается постоянным, но их разнообразие по мере специализации уменьшается.

6) Все специалисты обеспечивают по равному числу партнеров.

7) Каждый исполнитель может специализироваться на выполнение только одной какой-либо функции.

8) Интеграция происходит только с обоюдно выгодой (мутуализм).

9) Исполнители интегрируются без посредников по принципу «ты – мне, я – тебе».

10) Все специализированные функции технологически совместимы и могут свободно комбинироваться.

11) Все члены гистиона имеют общее происхождение.

Эти правила дают некоторое представление о том, какими ограничениями может регламентироваться разделение труда в любой системе независимо от ее природы. Их можно модифицировать, уточнять и тем самым развивать теорию, адаптируя ее к различным частным случаям. Некоторые примеры такой модификации были показаны ранее (Савостьянов, 2012, 2014а).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим теперь множество гистионов, возможных в рамках принятых правил.

Закон периодического развития гистионов

Как было сказано, прогрессивное развитие гистионов сводится к увеличению общего числа N всех его актов. При этом оказалось, что состав и структура возникающих гистионов характеризуется периодическим законом: **при монотонном росте общего числа N актов развития состав и структура гистионов периодически повторяются**. Графически периодическая зависимость числа n специализированных функций (и клеток) от N показана на рис. 4. Гистионы с нулевым значением n (обозначены нулями на горизонтальной оси) представляют собой стадии одноклеточных родоначальников, параметр m у которых последовательно возрастает. Интервалы между этими родоначальниками представляют собой циклы развития, длина которых увеличивается на единицу и определяется величиной m . Предельное число циклов (периодов) определяется величиной L . Таким образом, в развитии регулярно повторяются этапы усложнения и упрощения. Это означает, что структуры гистионов повторяются в развитии много раз, повторяются и стадии одноклеточных родоначальников. Здесь мы находим еще одно частное проявление действующего в Природе общего закона периодического прогрессивного развития «по спирали» и «перехода количества в качество».

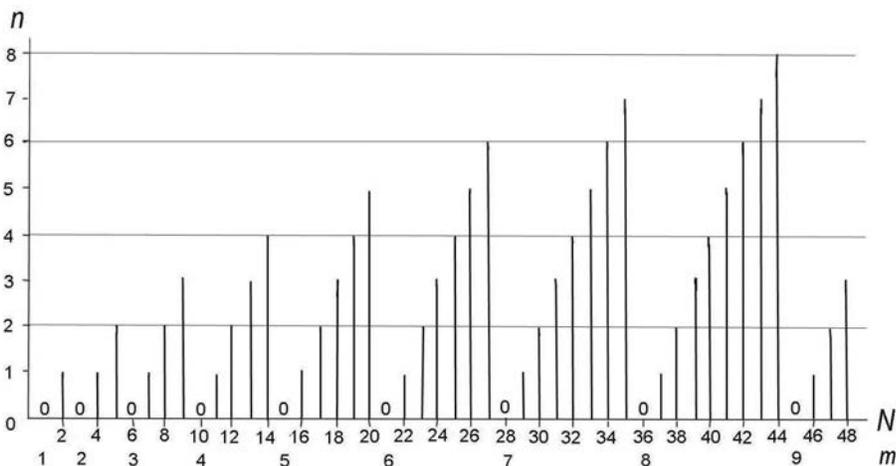


Рис. 4. Графическое представление закона периодического развития гистионов. По оси абсцисс отложена величина N – общее число актов развития гистиона, а также значения m ; по оси ординат – величина n , т. е. число специализированных клеток гистиона.

Периодическая таблица как модель естественной системы гистионов

Располагая гистионы с одинаковым значением m в строки, а с одинаковым n – в столбцы, их можно классифицировать в виде двухмерной периодической таблицы (рис. 5). Номера ее строк равны числу m функций в РДС и количеству генеративных потенций у самой «древней» функции; номера столбцов – числу n специализированных функций и клеток гистионов. Порядковые номера гистионов (показаны в левом верхнем углу ячеек) равны величине N . Количество различных потенций в каждом гистионе показано цифрами в правой части ячеек. Сумма нереализованных и реализованных генеративных потенций (двух верхних цифр), а также сумма нереализованных генеративных и всех структурных потенций (верхней и двух нижних цифр) всегда равны и показывают общее число S потенций гистиона. Клетки каждого гистиона имеют различное число реализованных, но одинаковое число нереализованных структурных потенций (правые и левые цифры в кружках соответственно). В рамках каждой строки таблицы (цикла развития) действует установленный выше закон сохранения потенций. В рамках каждого столбца для всех ячеек характерно постоянство суммы реализованных структурных потенций (нижние правые цифры в ячейках).

Полученная периодическая таблица является простейшей двухмерной моделью естественной системы гистионов и составляющих их клеток. В ее рамках порядковый номер N гистиона показывает лишь общее число актов прогрессивного развития, однако ничего не говорит о возможном разнообразии качественного состава функций, вовлеченных в разделение.

NN строк	NN столбцов					
	0	1	2	3	4	5
0	0 ○ abcde 0 0 0					
1	1 ○ bcde 1 1 1	2 ○ ⁰⁺¹ A bcde 0 0 0	0 1 0 1			
2	3 ○ cde 2 1 1	4 ○ ¹⁺¹ A cde 0 0 0	1 2 1 1	5 ○ ⁰⁺² A cde 1 1 1		
3	6 ○ de 3 2 1	7 ○ ²⁺¹ A de 2 1 0	8 ○ ¹⁺² A de 1 2 3	9 ○ ⁰⁺² B de ○ ⁰⁺³ A de ○ ⁰⁺¹ C de 0 6 0 6		
4	10 ○ e 4 3 2 1	11 ○ ³⁺¹ A e 3 2 1	12 ○ ²⁺² A e ○ ²⁺¹ B e ○ ¹⁺¹ C e 3 4 3	13 ○ ¹⁺² B e ○ ¹⁺³ A e ○ ¹⁺¹ C e 1 3 3 6	14 ○ ⁰⁺⁴ A e ○ ⁰⁺³ B e ○ ⁰⁺² C e ○ ⁰⁺¹ D e 0 10 0 10	
5	15 ○ 5 4 3 2 1	16 ○ ⁴⁺¹ A 4 3 2 1	17 ○ ³⁺² A ○ ³⁺¹ B ○ ²⁺² CDE 6 9 6 3 10	18 ○ ²⁺² B DE ○ ²⁺³ A DE ○ ²⁺¹ C DE 3 12 6 6	19 ○ ¹⁺⁴ A DE ○ ¹⁺³ B DE ○ ¹⁺² C DE ○ ¹⁺¹ D DE 1 4 10 10	20 ○ ⁰⁺⁴ B ○ ⁰⁺³ C ○ ⁰⁺² D ○ ⁰⁺¹ E 15 15 15 15

Рис. 5. Периодическая таблица гистионов с различными вариантами разделения функций между клетками (объяснения в тексте). В нулевой ячейке – исходный универсал, выполняющий все функции (обозначены строчными буквами) автономно и только для себя. Номера строк m показывают число функций, приобретших потенции к специализации. Номера столбцов n показывают число специализированных функций (обозначены прописными буквами внутри кружков) и, соответственно, клеток. Цифры в левом верхнем углу ячеек обозначают порядковые номера N гистионов. Цифры в левом нижнем углу ячеек – число H изотопов, различающихся составом специализированных функций, но сохраняющих одинаковое значение N . Цифры в правой части ячеек показывают сверху вниз число нереализованных и реализованных генеративных, а также нереализованных и реализованных структурных потенций.

Другими словами, он дает интегральную, но не дифференциальную характеристику развития. Но если модифицировать третье правило развития и принять другой порядок специализаций, то это приводит к варьированию состава гистионов. Например, гистион, находящийся в ячейке № 8 периодической таблицы, сможет принимать состав АВ, АС и ВС. Такие гистионы являются изотопами, поскольку остаются в той же ячейке

таблицы, которая становится трехмерной. В общем виде число H возможных изотопов для каждой ячейки таблицы можно записать как число сочетаний следующим образом:

$$H = C_m^n \quad (8)$$

Это число указано в левом нижнем углу ячеек. Совокупность таких чисел показывает, что формальной основой трехмерного варианта таблицы является треугольник Паскаля. Предельное число всех изотопов каждой строки таблицы равно 2^m . Важно отметить, что номера изотопов любой ячейки также поддаются количественному определению. Необходимые для этого формулы выведены в работе Н.Е. Тимошевой (2004).

Отметим, что возможную физиологическую связанность функций в РОС можно учесть, отменив правило развития №10. Это может существенно снижать число реализуемых сочетаний H_{real} функций в РОС. Сравнивая это число с максимальным числом H теоретически возможных гистионов, можно оценивать физиологическую связанность функций в РОС количественно (Савостьянов, 2005). Получаемый в результате показатель будет являться интегральной мерой (Q) такой связанности:

$$Q = (H - H_{real}) / H = 1 - H_{real} / H \quad (9)$$

Анализируя специфику сочетающихся в РОС функций, можно интегральную оценку их физиологической связанности дополнять ее дифференциальной оценкой.

В заключение отметим, что развитие может протекать в различных условиях среды. Модифицируя правила разделения функций, можно учитывать эти условия и получать другие формы периодических таблиц, а также внетабличные варианты гистионов. Эти варианты рассмотрены нами в предыдущих работах (Савостьянов, 2005, 2014а, б).

Общая характеристика полученной системы гистионов

Описанная периодическая таблица является естественной негенеалогической системой гистионов и представляет собой пространство логических возможностей для развития многоклеточности. Она построена не путем подражания таблице химических элементов, но является результатом анализа интердисциплинарного аспекта процедуры разделения труда. Таблица характеризуется ясными и экспериментально определяемыми параметрами, пригодными для прогнозирования и измерения развития. Основные из них – это L , m и n , из них легко получаются производные параметры N , H и число различных потенциалов. Сопоставляя эту таблицу с таблицей химических элементов, можно сказать, что порядковый номер N гистиона соответствует заряду ядра, номер строки m – числу электронных оболочек и номеру периода, закон сохранения потенциалов соответствует постоянству разрешенного числа электронов в рамках периода, номер столбца n соответствует числу электронов

на заполняемой оболочке. Учет изотопов делает эту таблицу трехмерной. Графическое представление таблицы соответствует варианту периодической таблицы элементов, известному как левосторонняя система элементов Жанета.

Положение гистиона в таблице однозначно задает все его свойства, что и должно быть характерно для естественных систем (Любищев, 1982). Так, при движении по столбцам таблицы вниз происходит осуществление нововведений и увеличение числа потенций. Примерный перечень таких нововведений рассмотрен нами ранее (Савостьянов, 2014а). В итоге в левой части таблицы, в нулевом ее столбце находятся полные генеративных потенций универсальные одноклеточные родоначальники с минимальным фенотипом. Качественный состав функций с генеративными потенциями может быть различным, предельное число их комбинаций равно числу сочетаний из L по m . Поэтому здесь отмечается высокая пластичность и «архаическое многообразие». Здесь же происходят архаллакисы и возникают химерные сочетания признаков, полифилетически порождающие новые направления развития. Таким образом, нулевой столбец – это начало жизненных циклов.

При движении по строкам вправо происходит реализация потенций. Для начала строк характерны высокая пластичность и дивергенция. Однако далее, по достижении точки равновесия генеративных потенций, их количества уравниваются. С этого момента пластичность гистиона и его способность к регенерации начинают падать. Можно считать, что в этой точке кончается богатое генеративными потенциями «детство» гистиона и начинается «юность» (на рис. 3 граница между ними показана пунктирной чертой).

Одновременно по мере движения гистиона вправо растет число структурных потенций. При этом вначале доля нереализованных структурных потенций превышает долю реализованных, но затем положение меняется на обратное (рис. 3). В середине каждой строки, в точке равновесия смешанных потенций число нереализованных генеративных и реализованных структурных потенций уравнивается. В этой точке возникновение гистионов уравнивается их распадом и может происходить динамическая остановка развития. Отметим, что доля нереализованных структурных потенций гистиона в этой точке оказывается максимальной (см. рис. 3). Здесь же, в соответствии с (8), максимально и число изотопов, а, следовательно, и возможный набор адаптаций и траекторий развития. Назовем эту часть строк таблицы **зоной адаптивного максимума**. Она соответствует «молодости» гистиона и на рис. 3 выделена вертикальными отрезками.

По мере дальнейшего движения по строкам вправо за пределами зоны адаптивного максимума располагается зона «зрелости» (ее граница симметрична границе «детства» и на рис. 3 обозначена второй пунктирной чертой). Число нереализованных структурных потенций гистионов, равно как и изотопов, начинает уменьшаться. Соответственно уменьшается

число возможных траекторий развития, снижается адаптивность и начинают проявляться признаки конвергенции. Происходящий при этом рост числа специализированных клеток приводит к тому, что в составе гистионов уменьшается доля стволовых клеток, а набор их генеративных потенциалов сужается.

За границей зрелости начинается так называемое «филетическое старение». В таких гистионах сходятся все прежние траектории развития (варифинальность). Заканчивается цикл гистионами, реализовавшими все потенциалы к развитию, предел которому положен номером строки. Они характеризуются максимальным фенотипом, весьма эффективны, но их адаптивные способности сведены к нулю. Они могут существовать лишь в стабильной, привычной для себя среде и даже переделывать ее под себя. Конец строки – опасная зона, чреватая концом данного и началом нового цикла развития. Общее число клеток, возникающих в реализации каждого цикла развития, равно $S+1$.

Таким образом, периодическая таблица впервые дает объяснение цикличности развития гистионов и предлагает объективные критерии для деления их жизненного цикла на давно интуитивно известные периоды детства, юности, зрелости и старости, а также обозначает его начало и конец. Она объясняет также, почему примитивные организмы обладают высоким регенеративным потенциалом, а высокоразвитые утрачивают его – это является следствием действия закона сохранения потенциалов. Наличие количественных и экспериментально определяемых параметров выгодно отличает предлагаемую таблицу от предпринимавшихся ранее многочисленных попыток подражательного построения периодических систем на иных (чаще интуитивных) основаниях.

РАЗВИТИЕ ГИСТИОНОВ

Важно подчеркнуть, что построенная периодическая таблица является параметрической, а не генеалогической и описывает лишь пространство логических возможностей. Поэтому в общем случае она не отражает развитие, и соседство гистионов в ней не обязательно говорит о родстве.

Развитие гистионов можно представить как их движение по строкам, столбцам и изотопной координате таблицы по множеству различных траекторий. При этом можно различать два вида развития: **прогрессивное** и **девиантное** (Савостьянов, 2014а). Прогрессивное (и регрессивное) развитие связано с изменением m , n и N , девиантное – с перебором изотопов. Оба варианта развития могут комбинироваться. Многообразие возможных траекторий и служит основой многовариантности развития.

Для гарантированного выживания в умеренно вариабельной среде гистиону оптимально находиться в пределах зоны адаптивного максимума, совершая небольшие прогрессивные, регрессивные и девиантные маневры. Однако значительные влияния среды могут вынудить гистион к суще-

ственному увеличению значения n . Чтобы делать это безопасным образом, не приближаясь к концам строк, он должен спуститься по столбцам таблицы вниз и увеличить значение m до такой величины, при которой требуемое значение n будет находиться в безопасной зоне адаптивного максимума. Это достигается, когда $m \approx 2n$. Поддержание такого соотношения m и n с опережающим осуществлением нововведений и увеличением числа потенциалов и составляет оптимальную стратегию развития.

Примеры, доказывающие реальность гистионов, а также того, как можно использовать их параметры m и n для измерения развития реальных организмов были даны в предыдущих работах (Савостьянов, 2012, 2014а, б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное формализованное рассмотрение интердисциплинарного аспекта процедуры разделения труда (функций) позволило ввести понятие элементарных единиц многоклеточности – гистионов, объяснить причину цикличности их развития и получить параметры для его измерения. На основе этих параметров найдено пространство логических возможностей гистионов и построена их естественная система в виде периодической таблицы, в которой выделены пластичная, адаптивная и ригидная зоны. Для того, чтобы использовать найденные параметры для систематики и измерения развития реальных организмов, необходимо решение следующих задач:

1) Нахождение перечня L функций, подлежащих разделению в развитии организмов и сообществ, а также выяснение исходных механизмов их автономного отправления.

2) Нахождение числа m функций, осуществивших нововведения и получивших генеративные потенциалы на каждом этапе развития.

3) Нахождение числа n функций, получивших структурные потенциалы к развитию и установление числа n входящих в организм типов специализированных клеток.

4) Выяснение молекулярно-биологических механизмов приобретения потенциалов и записи их числа у отдельных функций.

5) Установление правил разделения функций и выяснение ограничений, наложенных на комбинаторику в сочетаниях и последовательности вовлечения функций в разделение.

Решение этих вопросов будет способствовать созданию предсказательной теории становления многоклеточности и других сообществ, развитие которых основано на разделении труда, сделает возможным количественное описание развития, его систематику в виде периодических таблиц, а также измерение и прогнозирование развития в норме и патологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Любищев А.А.* 1982. О форме естественной системы организмов. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. С. 24–36.
- Попов И.Ю.* 2008. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб – М. КМК. 223 с.
- Савостьянов Г.А.* 2005. Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев. СПб: Наука. 375 с.
- Савостьянов Г.А.* 2010. Моделирование процессов специализации и интеграции как основы развития многоклеточности // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. Т. 46. № 6. С. 514–521.
- 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. Гринина, А.В. Коротаяева, А.В. Маркова. М.: Либроком. С. 48–85.
- Савостьянов Г.А.* 2014. Подход к измерению прогрессивного и девиантного развития, гетерохроний и гетеротопий // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 120–147.
- Савостьянов Г.А.* 2014. Как можно прогнозировать и измерять историческое развитие социальных и биологических сообществ // Эволюция. От протозвезд к сингулярности? Волгоград: Учитель. С. 279–308.
- Тимошевская Н.Е.* 2004. О нумерации перестановок и сочетаний для организации параллельных вычислений в задачах проектирования управляющих систем // Изв. Томск. политехн. ун-та. Т. 307. № 6. С. 18–20.

Quantitative characteristic of a logically possible multicellularity space and its division into three zones

G.A. Savostyanov

A method is proposed for calculating a space of logical possibilities in a multicellular organism development process. The method is based on the formalized analysis of the cell specialization/integration that produces multicellularity units called hystions. Also, some necessary parameters and criteria are suggested to determine quantitative characteristics of the development. The use of them will allow systemizing the described space in the form of a periodic table and therewith dividing the space into three zones, such as plastic, adaptive and rigid. Finally, a quantitative description of the zones will be given.

УДК 563.14:591.4.71.1

ДЕВИАЦИИ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ РАДИОЛЯРИЙ

М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

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

Девииации в строении скелетов радиолярий встречаются крайне редко в геологической истории и обнаружены с девона до наших дней. Это очень древнее и периодически повторяющееся явление, поэтому его следует признать не экзотикой или случайностью, а закономерностью «упущенного шанса». Формы девиантности установлены на примере 61 вида во всех трех подтипах типа Radiolaria: Polycystina, Phaeodaria и Collodaria. Они выявлены во всех пяти классах подтипа Polycystina: Spumellaria, Sphaerellaria, Stauraxonaria, Nassellaria и Aculearia. Установлены три типа девиаций скелетов радиолярий: мультипликативный, постериатный и сапплементарный.

Девииации (от лат. *deviatio* уклонение, син. аберрации) выражаются в отклонении параметров морфотипов от нормы и, как следствие, в уклонении индивидуального развития организмов от предкового хода онтогенеза. Считается, что это один из способов эволюционного изменения онтогенетического развития организма в теории филэмбриогенезов А.Н. Северцова (1945, 2012)

Радиолярии – одна из древнейших групп одноклеточных микроорганизмов, населявшая и населяющая разнообразные акватории Мирового океана с раннего кембрия до наших дней. Богатство геометрических форм скелетов радиолярий поражает своей изысканностью и разнообразием. Они обладают совершенным, с геометрической точки зрения, кремневым скелетом. Встречаются шары, диски, треугольники и пропеллеры, конусы и многие другие причудливые формы, осложненные различными иглами. Совершенство проявляется не только в том, что скелеты радиолярий удивительно гармоничны, но и в том, что план нормального (типового) строения стабилен и устойчиво просматривается в огромных по числу экземпляров сериях видов.

Вместе с тем, в строении скелетов радиолярий всего фанерозоя выявлены отклонения от нормы, названные нами девиантными.

Девиантные отклонения в строении скелетов радиолярий встречаются крайне редко, и геологическая летопись сохранила очень мало свидетельств об этой особенности радиолярий. Девиантность наблюдалась на единичных экземплярах, поэтому речь может идти лишь об аномалиях в индивидуальном развитии. Подлинный биологический смысл таких отклонений пока еще не до конца ясен. Однако девиантные формы скелетов наблюдались нами во всех трех подтипах типа *Radiolaria*: *Polycystina*, *Phaeodaria* и *Collodaria*. Они установлены во всех пяти классах подтипа *Polycystina*.

Мы выделяем три типа девиаций скелетов радиолярий:

- (1) мультипликативный (от англ. multiplication – умножение),
- (2) постериатный (от англ. posterity – потомство),
- (3) сапплементарный (от англ. supplementary – дополнительный).

МУЛЬТИПЛИКАТИВНЫЙ ТИП

Мультипликативный тип характеризует сдвоенные, реже строенные или счетверенные скелеты, соединенные в одно целое. Подобные скелеты наблюдаются во всех трех подтипах радиолярий: *Collodaria*, *Phaeodaria* и *Polycystina*. Это наиболее распространенный тип девиации. Предполагается, что этот феномен является результатом незавершенного (нарушенного, заблокированного) деления материнской клетки в вегетативном размножении.

Впервые и практически одновременно, на это явление обратили внимание С. Клинг (Kling, 1971), исследовавший *Phaeodaria*, и К. Бьёрклунд (Bjørklund, 1972), изучавший современные *Polycystina*. Позднее мультипликативные формы получили условное название «сиамских» (De Wever, 1985).

Подтип *Collodaria*

Первые сдвоенные скелеты современных *Collosphaera huxleyi*, Müller из сем. *Collosphaeridae* были зарисованы Э. Геккелем еще в 1862 г. из современных осадков Средиземного моря в Мессинском заливе (Haeckel, 1862). Но, к сожалению, он не придал этому никакого значения (рис. 1,а).

К. Такахаша (Takahashi, 1981) описал сдвоенные формы *Collosphaeridae* из современных осадков центральной тропической Пацифики (рис. 1,б–д): *Collosphaera macropora* Popofsky, *Disolenia zanguebarica* (Ehrenberg), *Siphonosphaera socialis* Haeckel.

Р. Андерсон и Ш. Гупта (Anderson, Gupta, 1998) провели наблюдения над живыми *Collosphaeridae* из Карибского бассейна Атлантического океана и из современных донных осадков центральной части Индийского океана (рис. 1,е, ж): *Acrosphaera cyrtodon* (Haeckel). Они отметили, что сфероидные раковинки соединяются шейкообразной скелетной структурой и считали это явление следствием незавершенного бинарного деления.

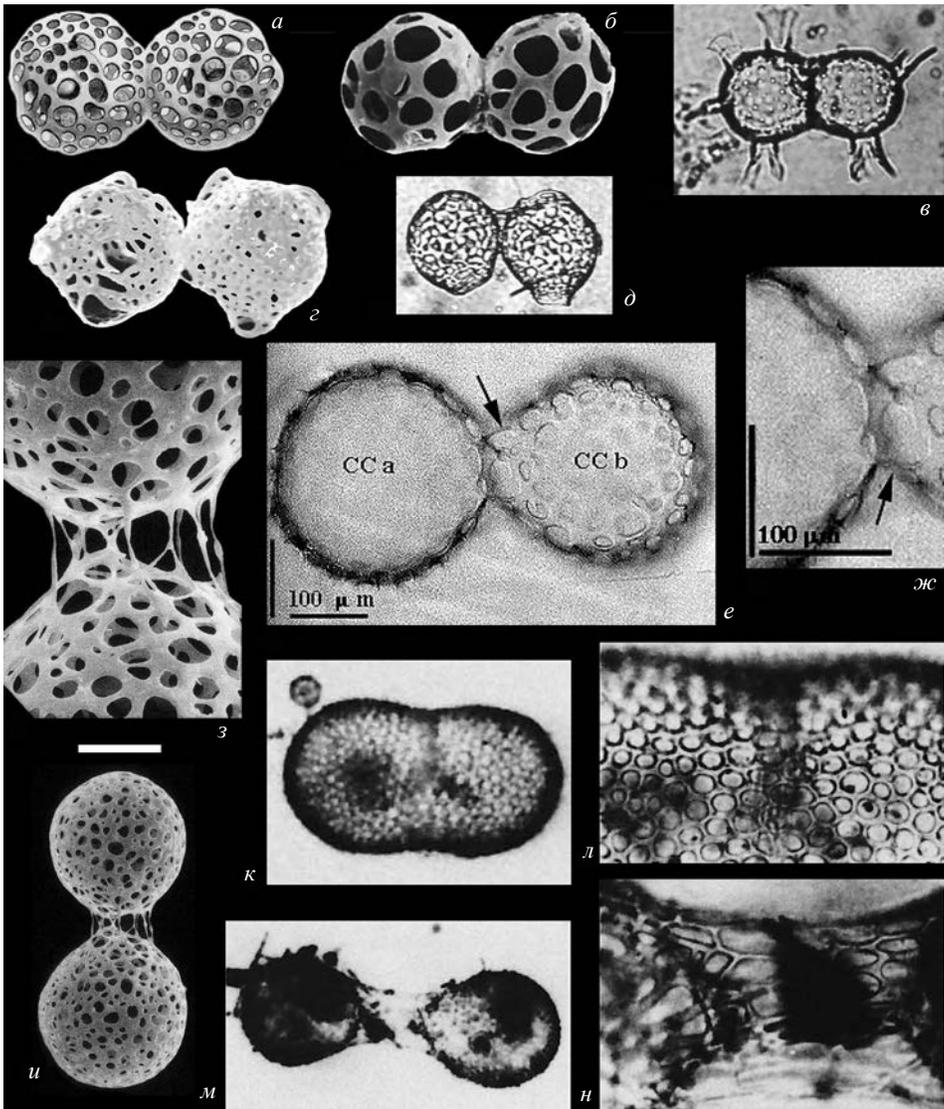


Рис. 1. Мультипликативный тип девиации среди радиоларий подтипов Collocladia (*a–u*) и Phaeodaria (*к–н*): *a* – *Collosphaera huxleyi*, Müller, современные донные осадки Средиземного моря, Мессинский залив (Haeckel, 1862, pl. XXXIV, fig. 7); *б–д* – современные осадки центральной тропической Пацифики (Takahashi, 1981, pl. 2, fig. 14, pl. 3, figs. 2, 3, pl. 4, fig. 12); *б* – *Collosphaera macropora* Popofsky, x520, *в* – *Siphonosphaera socialis* Haeckel, x210, *з, д* – *Disolenia zanguebarica* (Ehrenberg): *з* – x210, *д* – x230; *е, ж* – *Acrosphaera cyrtodon* (Haeckel), живые колониальные коллосфериды из Карибского бассейна (Anderson, Gupta, 1998, figs. 6, 7); *з, u* – *Collosphaera* (?) *solenochira* Sugiyama, нижний миоцен центральной Японии (Sugiyama, 1992, pl. 10, figs. 6a, 6b); *к–н* – Phaeodaria gen. et sp. indet., современные осадки Восточной Пацифики (Kling, 1971, pl. 1, figs. 1, 2, 5, 6): *к, м* – x40, *л, н* – x130.

Особо было подчеркнуто, что такой феномен не является результатом «склеивания» скелетов в диагенезе пород.

Удвоение скелетов наблюдалось К. Сугиямой (Sugiyama, 1992) у ископаемых *Collosaera* (?) *solenochira* Sugiyama из нижнемиоценовых (неоген) отложений центральной Японии (рис. 1,з, и). Здесь также важно отметить, что расходящиеся после деления индивидуумы остались связанными друг с другом нитевидными тяжами, т. е. процесс бинарного деления оказался незавершенным.

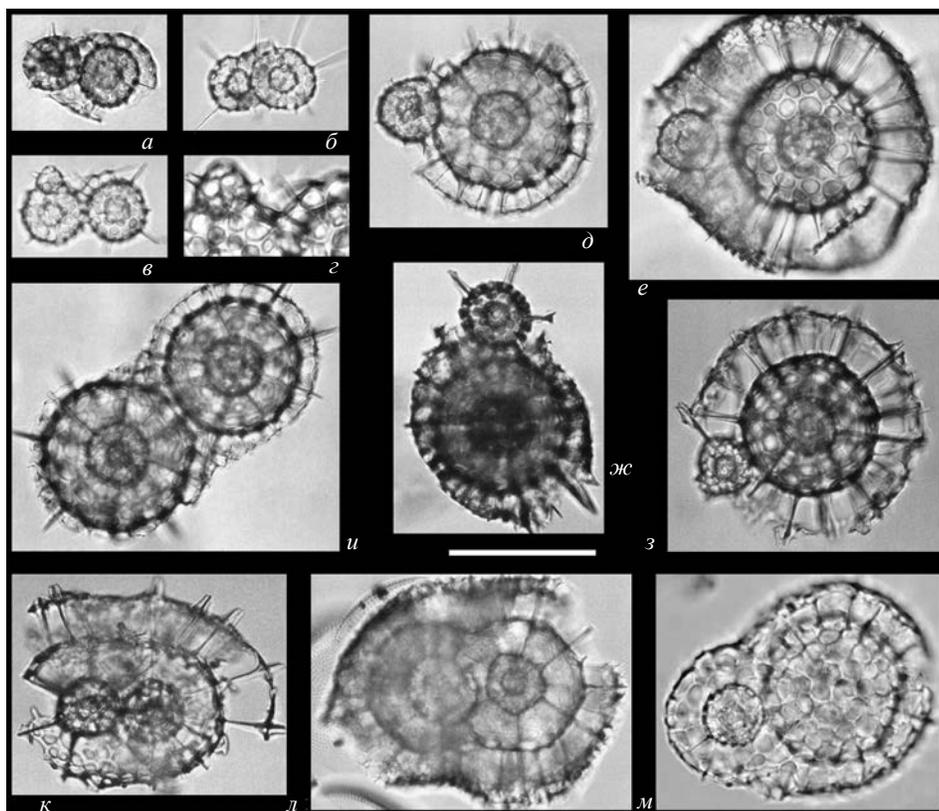


Рис. 2. Мультипликативный тип девиации среди радиолярий подтипа *Polycystina* из рода *Actinomma*: а-г – соединенные скелеты ювенильных форм, д-з – соединенные скелеты ювенильных и взрослых форм, и-м – соединенные скелеты взрослых форм; а-л – род *Actinomma*, современные глубоководные осадки Японского моря (Itaki, Björklund, 2007, pl. 1, figs. 6, 8a, 8c, 9a; pl. 2, figs. 3, 5, 10b; pl. 5, fig. 2, pl. 6, figs. 4a, 8b); м – *Actinomma boreale* Cleve, плейстоценовые осадки Японского моря (Itaki et al., 2004, pl. 1, fig. 15). Штрих 100 мкм.

Подтип Phaeodaria

Сдвоенные формы Phaeodaria gen. et sp. indet. зафиксированы С. Клингом (Kling, 1971) в современных осадках Восточной Пацифики (рис. 1, *к–н*). Он отмечал, что отдельные связанные пары форм соединены своеобразной «пуповиной», представляющей собой трубчатую решетчатую структуру с диаметром меньшим, чем диаметр сфер. Клинг связывал такие формы с процессами размножения, с бинарным делением, и полагал, что подобные пары могли возникнуть в результате «случайной» секреции кремневого скелета до завершения деления.

Подтип Polycystina

Значительный вклад в изучение современных и голоценовых сдвоенных, строенных и счетверенных радиолярий Polycystina из рода Actinomma (рис. 2) внесли К. Бьёрклунд и Т. Итаки (Bjørklund, 1972, 1974a,b; Itaki et al., 2004; Itaki, Bjørklund, 2006, 2007). Эти формы из глубоководных осадков Японского моря и фьордов Западной Норвегии они называли “twin, twinned skeletons” (скелеты близнецы, близнецовые скелеты), “conjoined radiolarian skeletons” (соединенные радиоляриевые скелеты) или “dimorphic form” (диморфные формы). Подобное соединение скелетов эти исследователи связывали с процессом вегетативного размножения посредством бинарного деления. Сочетание ювенильных и взрослых форм Actinomma позволило Бьёрклунду и Итаки (Itaki, Bjørklund, 2007) выделить три группы скелетов-близнецов:

- соединенные скелеты ювенильных форм (рис. 2, *а–г*),
- соединенные скелеты ювенильных и взрослых форм (рис. 2, *д–з*),
- соединенные скелеты взрослых форм (рис. 2, *и–м*).

К. Такахаши и С. Хоньо (Takahashi, Honjo, 1981) привели изображения сдвоенных экземпляров ныне живущих видов Nassellaria из донных осадков западной тропической Атлантики (рис. 3, *а, б*): Pterocorys campanula Naeskel и P. zancleus (Müller). Интересно, что конические раковинки населлярий расположены практически напротив друг друга и объединены в районе абдомена. Такахаши и Хоньо считали, что эти примеры демонстрируют бинарное деление радиолярий.

Сдвоенные формы скелетов позднемеловых радиолярий (рис. 3, *в, г*) из сеномана северной Турции были изображены Л.Г. Брагиной (Bragina, 2004): Staurosphaeretta wisniowskii (Squinabol) и Quinquecapsularia grandiloqua O’Dogherty.

Необычные радиолярии описал П. Де Вевер (De Wever, 1985; De Wever, Miconnet, 1985) из средне-позднеюрских (бат–титонских) кремнистых толщ бассейна Лагонегро на юге Италии. Эти счетверенные в районе абдомена скелеты населлярий Parvicingula dhimenaensis Baumgartner (рис. 3, *д, е*) Вевер объяснил незавершенным (заблокированным) делением в вегетативном размножении. Так же как О.Р. Андерсон и Ш. Гупта (Anderson, Gupta, 1998), Вевер считает, что подобные агрегаты неслучайны и не являются

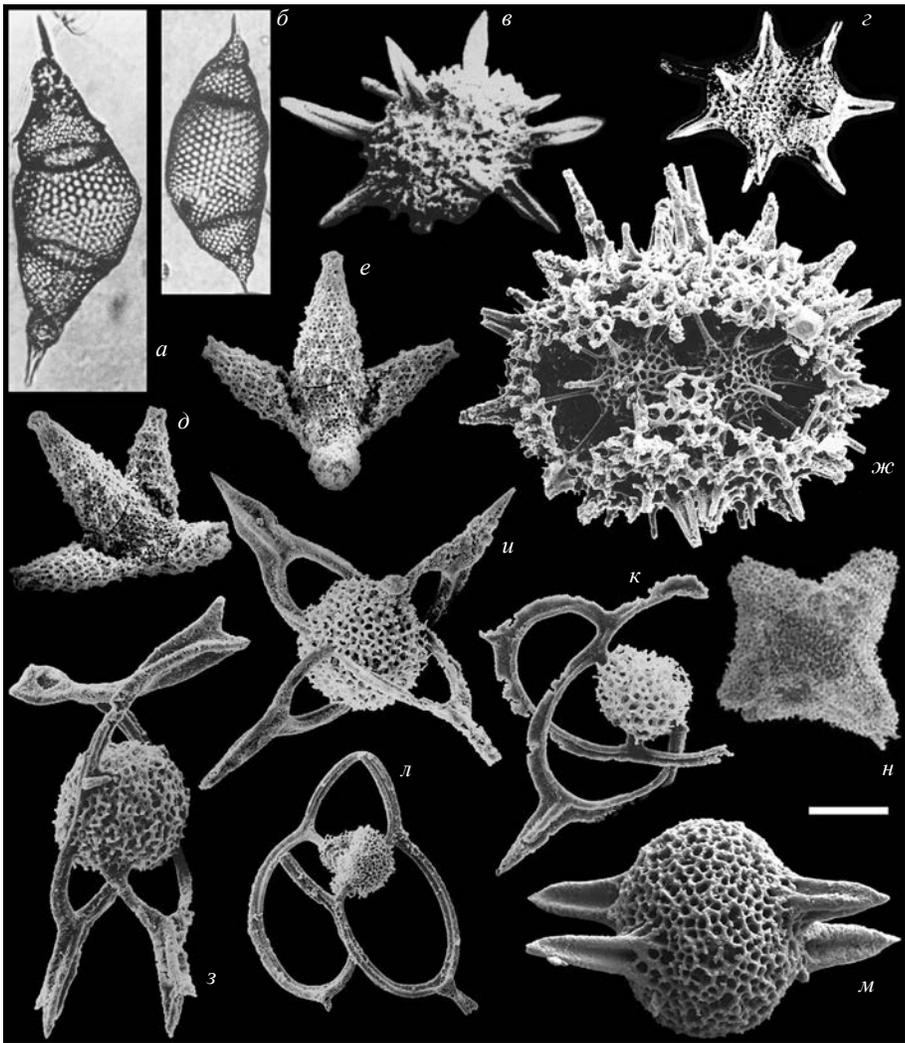


Рис. 3. Мультипликативный тип девиации среди радиоларий подтипа Polycystina: *а, б* – современные донные осадки тропической Атлантики (Takahashi, Honjo, 1981, pl. 10, figs. 1, 5), штрих 71 мкм: *а* – *Pterocorys campanula* Haeckel, *б* – *P. zancleus* (Müller); *в, г* – верхний мел, сеноман, северная Турция (Bragina, 2004, pl. 14, fig. 6, pl. 15, fig. 3): *в* – *Quinquescapsularia grandiloqua* O’Dogherty, штрих 122 мкм, *г* – *Staurosphaeretta wisniowskii* (Squinabol), штрих 81 мкм; *д, е* – *Parvicingula dhimenaensis* Baumgartner, штрих 65 мкм, средняя–верхняя юра, бат–титон, бассейн Лагонедро, юг Италии (De Wever, Miconnet, 1985, pl. 4, figs. 7, 8); *жс* – *Mendacastrum baumgartneri* Dumitrica et Zügel, штрих 84 мкм, верхняя юра, титон, Золенхофен, Германия (Dumitrica, 2013, fig. 3 in fig. 5); *з–л* – верхняя юра, нижний титон, Золенхофен, Германия (Dumitrica, 2013, figs. 3, 4, 7, 9 in fig. 6), штрих 73 мкм: *з* – *Spongosaturninus tortuosus* Dumitrica et Zügel, *и* – *S. radius* Dumitrica et Zügel, *к* – *S. medioangustus* Dumitrica et Zügel, *л* – *Dicerosaturnalis trizonalis* (Rüst); *м* – *Spongopalium* sp. 1, штрих = 47 мкм, средний триас, средний анизий, Восточные Карпаты Румынии (Dumitrica, 2013, fig. 1 in fig. 1); *н* – *Quadrilobata? blomei* Nestell et Nestell, штрих 110, средняя пермь, кептен, Западный Техас, США (Nestell, Nestell, 2010, pl. 16, fig. 6a).

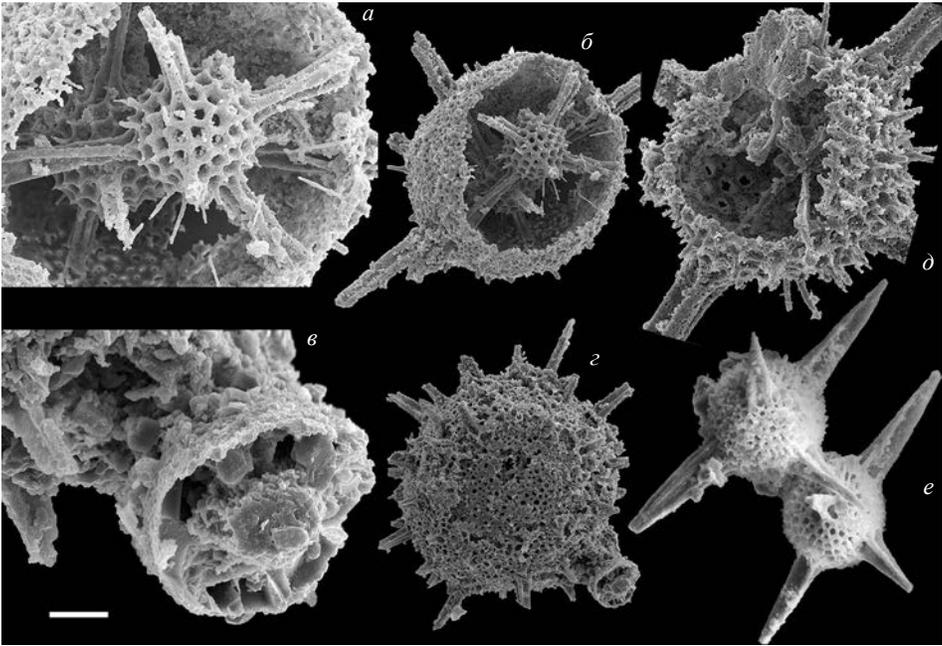


Рис. 4. Мультипликативный тип девиации радиолярий подтипа Polycystina из классов Spumellaria (*а-з*) и Sphaerellaria (*д, е*): *а, б* – *Spongactinia permica permica* (Kozur et Mostler), экз. ПИН, № 5481/17254, нижняя пермь, арт. р. Актасты, Северные Мугоджары, Казахстан: *а* – фрагмент, штрих = 45 мкм, *б* – штрих = 97 мкм; *в-д* – нижняя пермь, сакмара, разрез Кондуровский, р. Сакмара, Южный Урал, Россия: *в, з* – *Coricyntra multispinosa* Kozur et Mostler, экз. ПИН, № 5481/16328: *в* – фрагмент, штрих = 16 мкм, *з* – штрих = 106 мкм; *д* – *Entactinia meyeri* (Kozur et Mostler), экз. ПИН, № 5481/16731, штрих = 68 мкм; *е* – *Bientactinosphaera egindyensis* (Nazarov), экз. ПИН, № 5311/13825, штрих = 73 мкм, верхний девон, средний фран, Тимано-Печорский бассейн, Россия.

результатом простого «склеивания» форм в процессах седиментогенеза. Подобные скелеты были названы Вевером (De Wever, 1985) «сиамскими».

Еще один пример двойниковых скелетов установлен П. Думитрикой (Dumitrica, 2013) из верхней юры (титон) Золенхофена, Германия (рис. 3,ж): *Mendacastrum baumgartneri* Dumitrica et Zügel. Здесь отчетливо видно, что внутренняя сфера раздвоена, а внешняя сохранила единство, но поделена на две полусферы. Большое количество близнецовых скелетов было установлено среди титонских радиолярий-сатурналид (Dumitrica, 2013) (рис. 3,з-л): *Dicerosaturnalis trizonalis* (Rüst), *Spongosaturninus medioangustus* Dumitrica et Zügel, *S. radius* Dumitrica et Zügel и *S. tortuosus* Dumitrica et Zügel.

Мезозойский представитель скелетов-близнецов *Spongopallium* sp. (рис. 3,м) происходит из среднетриасовых среднеазиатских известняков Восточных Карпат Румынии (Dumitrica, 2013).

Сдвоенный четырехлопастной скелет *Quadrilobata? blomei* Nestell et Nestell (рис. 3,н) встречен среди среднепермских (гваделупских) радиолярий Западного Техаса (Nestell, Nestell, 2010).

В нашей коллекции раннепермских, артинских радиолярий Северных Мугоджар имеется девиантный экземпляр сферических *Spumellaria* из разреза на р. Актасты (рис. 4,а, б): *Spongontactinia permica permica* (Kozur et Mostler). Здесь удвоению подвергнута внутренняя пористая сфера, а внешняя губчатая оболочка приобретает форму уплощенного шара.

Самый древний пример сочетания ювенильных и взрослых форм двойникования обнаружен нами среди сакмарских радиолярий Южного Урала в разрезе Кондуровский на р. Сакмара (рис. 4,в–д): *Copicyntra multispinosa* Kozur et Mostler и *Entactinia meyeri* (Kozur et Mostler). Эти формы удивительно напоминают сочетание современных ювенильных и взрослых особей *Actinomma* (рис. 2,д–э) из фьордов Норвегии (Itaki, Bjørklund, 2007).

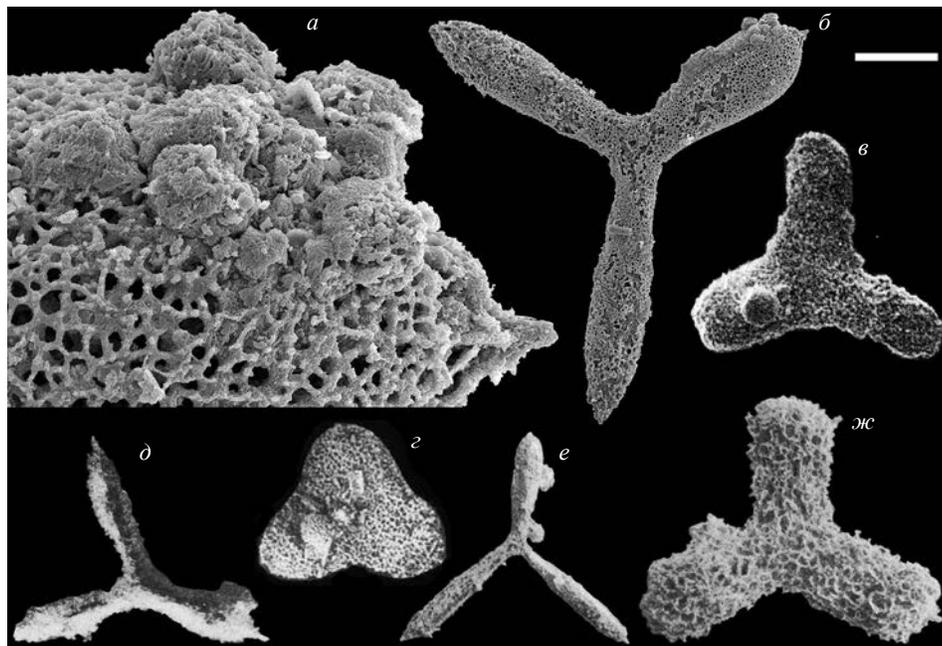


Рис. 5. Постериатный тип девиации радиолярий подтипа *Polycystina* из класса *Stauraxonaria*: а, б – *Latentifistula stricta* Nazarov, экз. ПИН, № 5481/16728, нижняя пермь, сакмара, разрез Кондуровский, р. Сакмара, Южный Урал, Россия: а – фрагмент, штрих = 23 мкм, б – штрих = 265 мкм; в – *Latentifistula crux* Nazarov et Ormiston, x65, средняя–верхняя пермь, Юго-Западный Китай (Feng, Liu, 1993, pl. VI, fig. 2); г – *Ruzhencevispongus uralicus* Kozur, x74, верхняя пермь, Южный Китай (Wang et al., 2006, fig. 12CC); д–ж – верхний карбон, гжель, р. Урал, Южный Урал, Россия (Исакова, Назаров, 1986, табл. XXVII, фиг. 2, 8, 9); д, е – *Latentifistula heteroextrema* Nazarov: д – штрих = 272 мкм, е – штрих = 445 мкм, ж – *L. torulosa* Nazarov, штрих = 136 мкм.

Сдвоенные скелеты *Bientactinosphaera egindyensis* (Nazarov) (рис. 4,е) встречены среди радиолярий из верхнедевонских (средний фран) отложений Тимано-Печорского бассейна (Афанасьева, 2000). На сегодняшний день это наиболее древняя находка девиантных мультипликативных радиолярий.

ПОСТЕРИАТНЫЙ ТИП

Постериатный тип заключается в появлении нескольких сгруппированных субсферических наростов, имеющих несомненную связь с основным скелетом. Эти удивительные образования, очень условно названные нами «детками», распространены только у разных представителей радиолярий из класса *Stauraxonaria*.

В нашей коллекции эта необычная форма происходит из отложений сакмарского яруса разреза Кондуровский в Оренбургском Предуралье (рис. 5,а, б): *Latentifistula astricta* Nazarov.

Подобные образования наблюдаются у радиолярий *Latentifistula crux* Nazarov et Ormiston (рис. 5,в) из средней-верхней перми Юго-Западного Китая (Feng, Liu, 1993) и у *Ruzhencevispongus uralicus* Kozur (рис. 5,з) из поздней перми Южного Китая (Wang et al., 2006). Такие же «детки» отмечены у радиолярий *Latentifistula heteroextrema* Nazarov и *L. torulosa* Nazarov (рис. 5,д–ж) из отложений гжельского яруса верхнего карбона на р. Урал Южного Урала (Исакова, Назаров, 1986).

САППЛЕМЕНТАРНЫЙ ТИП

Сапплементарный тип проявляется в ветвлении, удвоении игл или в появлении «сверхштатной» лопасти, а также иного элемента скелета, дополнительного к стандартной форме. Среди современных радиолярий *Rhopalastrum* sp. (рис. 6,а) из донных проб моря Банда на западе Тихого океана обнаружен скелет, у которого развита дополнительная четвертая лопасть (Van de Paverd, 1995). Аналогичные формы с раздваивающейся лопастью встречены среди раннеюрских радиолярий Орегона, США (Yeh, 1987): *Sontonaella spongiosa* Yeh (рис. 6,б). Это чем-то напоминает «шестой палец».

Сверхштатная четвертая лопасть обнаружена на скелетах радиолярий *Tritrabs worzeli* (Pessagno) (рис. 6,в, з) из верхней юры (титон), района Золенхофена Германии (Dumitrica, 2013). Среди среднеюрских радиолярий в Орегоне США встречается несколько уклоняющихся форм, у которых дополнительная лопасть «воспроизводится почкованием» (Yeh, 2009; Yeh, Pessagno, 2012): *Higumastra obesabraccia* Yeh и *Homoeoparonaella elegans* (Pessagno) (рис. 6,д, е). В качестве сапплементарной девиации можно рассматривать ветвление апикального рога населлярии *Lysemelas olbia* Sugiyama из верхнего триаса Центральной Японии (Sugiyama, 1997) (рис. 6,ж).

Наиболее широко сапплементарный тип девиации проявляется в ветвлении или удвоении игл.

Удвоение полярной иглы наблюдалось у среднетриасовых радиолярий северной Италии (Dumitrica, 2013): *Oertlispongus inaequispinosus* Dumitrica,

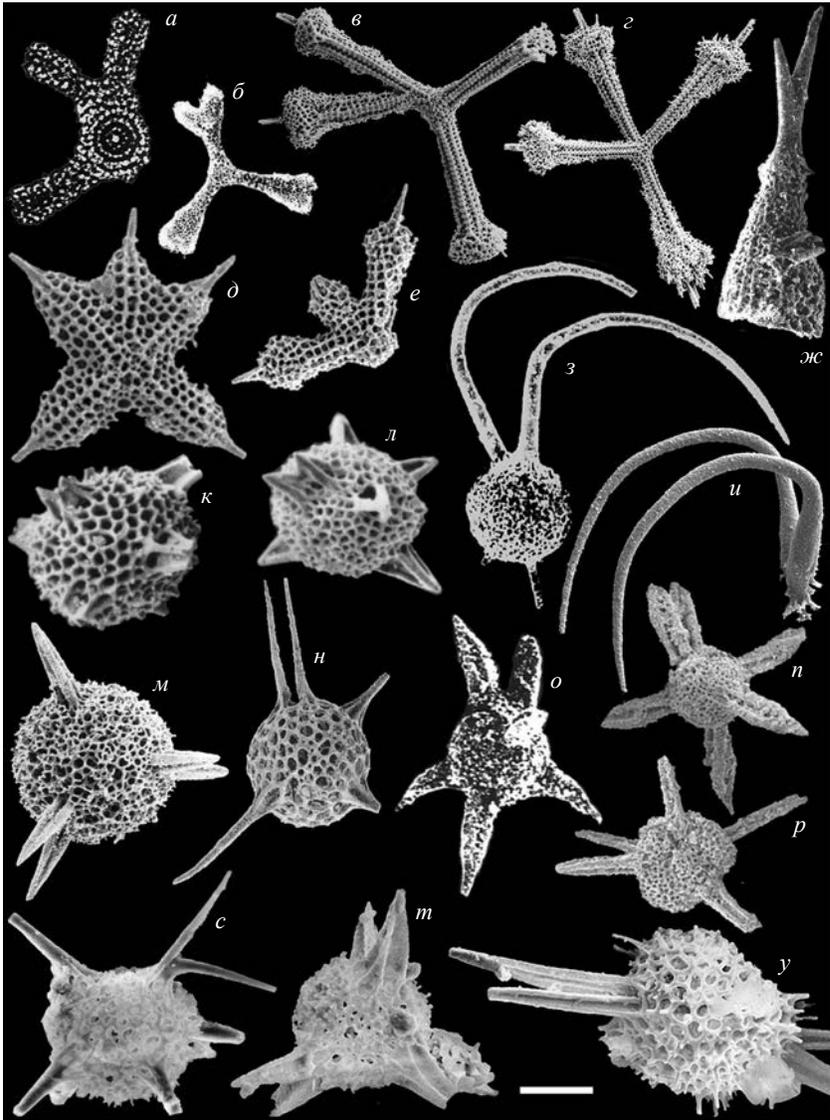


Рис. 6. Сапплементарный тип девиации среди радиолярий подтипа Polycystina: *а* – *Rhopalastrum* sp., штрих = 70 мкм, донная проба, море Банда, запад Тихого океана (Van de Paverd, 1995, pl. 50, fig. 6); *б* – *Sontonaella spongiosa* Yeh, штрих = 217 мкм, нижняя юра, нижний тоар, Орегон, США (Yeh, 1987, pl. 21, fig. 4); *в*, *г* – *Tritrabs worzeli* (Pessagno), верхняя юра, титон, Золенхофен, Германия (Dumitrica, 2013, figs. 3, 4 in fig. 4); *е* – штрих = 176 мкм, *г* – штрих = 188 мкм; *д*, *е* – средняя юра, бат, Орегон, США, штрих = 110 мкм: *д* – *Higumastra obesabraccia* Yeh, (Yeh, Pessagno, 2012, pl. 1, fig. 16), *е* – *Номоепаронаелла елеганс* (Pessagno), (Yeh, 2009, pl. 3, fig. 5); *ж* – *Lysemelas olbia* Sugiyama, штрих = 75 мкм, верхний триас, норий, Центральная Япония (Sugiyama, 1997, fig. 7 in fig. 43); *з*, *и* – *Oertlispongius inaequispinosus* Dumitrica, Kozur et Mostler, штрих = 61 мкм, средний триас, верхний анизий, Северная Италия (Dumitrica, 2013, figs. 3, 4 in fig. 3); *к*, *л* – *Trilonche?* sp. 1, верх-

Kozur et Mostler (рис. 6,з, и). Сдвоенные иглы встречены у позднепермских радиолярий *Trilonche? sp. 1* (рис. 6,к, л) на юге Китая (Feng et al., 2007). Среди раннепермских радиолярий Южного Урала отмечено удвоение основных игл (Amon et al., 1990): *Spongentactinia rigida* Amon et Braun (рис. 6,м). Удвоение основных игл установлено среди раннекаменноугольных радиолярий *Entactinia sp.* Турции (Caridroit et al., 1997) (рис. 6,н).

В позднем девоне радиолярии со сдвоенными иглами встречены:

- на юго-западе Китая (Wang, Luo, 2009): *Trilonche davidi* (Hinde) (рис. 6,о);
- на северо-востоке Таиланда (Saesaengseerung et al., 2007): *Trilonche vachardi* Wonganan et Caridroit (рис. 6,п, р);
- среди позднедевонских, среднефранских радиолярий Тимано-Печорской провинции (Афанасьева, 2000) (рис. 6,с–у): *Entactinia bifida* Afanasieva, *Moskovistella deorsiacus* (Nazarov et Ormiston) и *M. mira* Afanasieva.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Девиации в индивидуальном развитии радиолярии встречаются крайне редко, о чем свидетельствуют наши собственные наблюдения по радиоляриям палеозоя и данные из литературных источников за последние 45 лет. Вместе с тем, нам удалось выявить 61 вид современных и ископаемых радиолярий с девиантными отклонениями. При этом количество девиантных форм составляет ничтожную, исчезающе малую величину в сравнении с известными к настоящему времени видами радиолярий фанерозоя – 14 680 видов (Агарков, 2014).

Рассмотренные нами девиантные формы принадлежат всем трем подтипам типа *Radiolaria* Müller, 1858: *Phaeodaria* Haeckel, 1879; *Polycystina* Ehrenberg, 1838; *Collodaria* Haeckel, 1881 (табл. 1). При этом к полицистинам относится бо́льшая часть девиантных форм. Кроме того, ни один из классов радиолярий-полицистин не является исключительным, защищенным от девиантных уклонений. Наиболее подверженными девиациям оказались сферические пористые *Sphaerellaria* с (45.3%) и лопастные формы *Stauraxonaria* (30.2%) (рис. 7).

ня пермь, чанси, Южный Китай (Feng et al., 2007, pl. 3, figs. 7, 8): *к* – штрих = 101 мкм, *л* – штрих = 119 мкм; *м* – *Spongentactinia rigida* Amon et Braun, штрих = 87 мкм, нижняя пермь, арт. р. Белая, Южный Урал (Amon et al., 1990, pl. 4, fig. 4); *н* – *Entactinia sp.*, x120, нижний карбон, нижний турне, Турция (Caridroit et al., 1997, pl. 1, fig. 12); *о* – *Trilonche davidi* (Hinde), x180, верхний девон, фран, юго-западный Китай (Wang, Luo, 2009, pl. 1, fig. 11); *п, р* – верхний девон, северо-восток Таиланда (Saesaengseerung et al., 2007, figs. 34, 38 in fig. 4): *п* – *Trilonche vachardi* Wonganan et Caridroit, штрих = 150 мкм, *р* – *Trilonche sp.* В, штрих = 91 мкм; *с–у* – верхний девон, средний фран, Тимано-Печорский бассейн, Россия (Афанасьева, 2000, табл. 33, фиг. 3, табл. 72, фиг. 6, табл. 74, фиг. 6): *с* – *Moskovistella deorsiacus* (Nazarov et Ormiston), экз. ПИН, № 5311/04633, штрих = 30 мкм, *т* – *M. mira* Afanasieva, экз. ПИН, № 5311/04633, штрих = 33 мкм, *у* – *Entactinia bifida* Afanasieva, экз. ПИН, № 5311/04604, штрих = 67 мкм.

Таблица 1. Девиантные радиолярии фанерозоя из различных регионов мира

Радиолярии	Возраст	Регион
Тип Nassellaria		
<i>Pterocorys campanula</i> Haeckel, 1887	Современность	Западная тропическая Атлантика
<i>Pterocorys zancleus</i> (Müller, 1858)		
<i>Lysemelas olbia</i> Sugiyama, 1997	Поздний триас, норий	Палеоокеан, Центральная Япония
<i>Parvicingula dhimenaensis</i> Baumgartner, 1984	Сред.-позд. юра, бат-титон	Тетис, Италия
<i>Hozmadia</i> sp.	Средний триас, анизий	
Тип Stauraxonaria		
<i>Euchitonina furcata</i> Ehrenberg, 1872	Современность	Зап. Пацифика, Южно-Китайское море
<i>Rhopalastrum mülleri</i> (Haeckel, 1862)		Зап. Пацифика, море Банда
<i>Rhopalastrum</i> sp.		
<i>Spongaster tetras</i> Ehrenberg, 1860	Неоген, плиоцен	Пацифика, Япония
<i>Tritrabs worzeli</i> (Pessagno, 1977), var. 1	Поздняя юра, титон	Тетис, Южная Германия
<i>Tritrabs worzeli</i> (Pessagno, 1977), var. 2		
<i>Higumastra obesabracca</i> Yeh, 2009	Средняя юра, бат	Вост. Палеоокеан, Орегон, США
<i>Homoeoparonaella elegans</i> (Pessagno, 1977)		
<i>Sontonaella spongiosa</i> Yeh, 1987	Ранняя юра, тоар	Тетис, Австрия
<i>Triassostrum transitum</i> Kozur et Mostler, 1978	Поздний триас, карний	
<i>Ruzhencevispongus uralicus</i> Kozur, 1980	Поздняя пермь	Палеотетис, Южный Китай
<i>Latentifistula crux</i> Nazarov et Ormiston, 1983	Средняя-поздняя пермь	Палеотетис, Юго-Западный Китай
<i>Quadrilobata? blomei</i> Nestell et Nestell, 2010	Средняя пермь, кептен	Палеотетис, Техас, США
<i>Latentifistula stricta</i> Nazarov, 1986	Ранняя пермь, сакмара	Палеотетис, Южный Урал
<i>Latentifistula heteroextrema</i> Nazarov, 1986	Поздний карбон, гжелль	
<i>Latentifistula torulosa ampliata</i> Nazarov, 1986		
Тип Sphaerellaria		
<i>Actinomma boreale</i> Cleve, 1899, var. 1	Современность	Атлантика, Норвежское море
<i>Actinomma leptoderma</i> (Jørgensen, 1900), var. 1		
<i>Actinomma leptoderma</i> (Jørgensen, 1900), var. 2	Голоцен	Пацифика, Японское море
<i>Prunopyle antarctica</i> Dreyer, 1889		
<i>Sphaeropyle langii</i> Dreyer, 1889		
<i>Actinomma boreale</i> Cleve, 1899, var. 2	Плейстоцен	Тетис, Турция
<i>Actinomma boreale</i> Cleve, 1899, var. 3		
<i>Quinquecapsularia grandiloqua</i> O'Dogherty, 1994	Средний мел, сеноман	Тетис, Турция
<i>Staurosphaeretta wisniowskii</i> (Squinabol, 1903)		
<i>Mendacastrum baumgartneri</i> Dumitrica et Zügel, 2002	Поздняя юра, титон	Тетис, Южная Германия
<i>Spongopallium</i> sp. 1	Средний триас, анизий	Тетис, Восточные Карпаты
<i>Trilonche? sp. 1</i>	Поздняя пермь, чапси	Палеотетис, Южный Китай
<i>Spongactinia rozhnovi</i> Afanasieva et Amon, 2016	Ранняя пермь, арт	Палеотетис, Южный Урал
<i>Spongactinia rigida</i> Amon et Braun, 1990		
<i>Copicyntra multispinosa</i> Kozur et Mostler, 1989	Ранняя пермь, сакмара	Палеотетис, Турция
<i>Entactinia meyeri</i> (Kozur et Mostler, 1989)		
<i>Entactinia</i> sp.	Ранний карбон, турне	Палеоазиатский океан, Таиланд
<i>Trilonche</i> sp. B	Поздний девон	
<i>Trilonche vachardi</i> Wongan et Caridroit, 2005		Поздний девон, фран
<i>Bientactinospaera egindyensis</i> (Nazarov, 1975)		
<i>Entactinia bifida</i> Afanasieva, 2000		
<i>Moskovistella deorsiacus</i> (Nazarov et Ormiston, 1993)		
<i>Moskovistella mira</i> Afanasieva, 2000		
<i>Trilonche davidi</i> (Hinde, 1899)	Палеоазиатский океан, Ю.-З. Китай	
Тип Spumellaria		
<i>Dicerosatumalis trizonalis</i> (Rüst, 1898)	Поздняя юра, титон	Тетис, Южная Германия
<i>Spongosaturminus medioangustus</i> Dumitrica, Zügel, 2008		
<i>Spongosaturminus radius</i> Dumitrica et Zügel, 2008		
<i>Spongosaturminus tortuosus</i> Dumitrica et Zügel, 2008		
<i>Pseudospongoprimum? sp. A</i>	Поздняя пермь	Палеотетис, Таиланд
<i>Oertlispongus inaequispinosus</i> Dumitr., Koz., Mostl., 1980	Средний триас, анизий	Тетис, Северная Италия
Тип Aculearia		
<i>Albaillella lauta</i> Kuwahara, 1992	Поздняя пермь	Палеоокеан, Япония
<i>Haplodiaceanthus anfractus</i> Nazarov et Rudenko, 1981	Ранняя пермь, арт	Палеотетис, Южный Урал

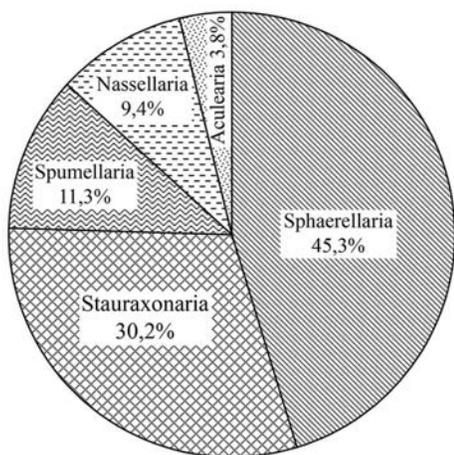


Рис. 7. Диаграмма относительного содержания девиантных форм в классах радиолярий подтипа Polycystina.

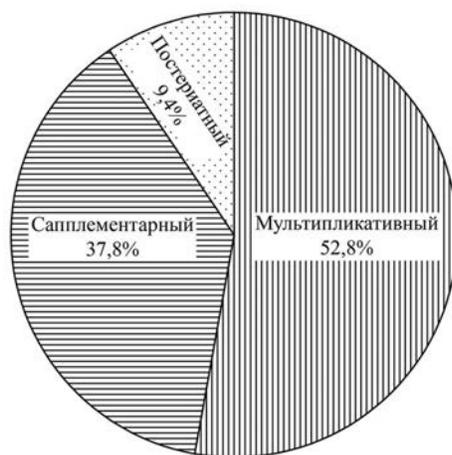


Рис. 8. Диаграмма сравнительного отношения типов девиаций в общем числе девиантных форм.

Все рассмотренные девиации естественным образом объединяются в три группы согласно типу отклонений: мультипликативные, саплементарные и постериатные (рис. 8).

Наибольшее число отклонений у радиолярий-полицистин приходится на мультипликативные девиации (52.8%). Они представляют собой, как правило, два сросшихся между собой «сиамских» организма, соединенных скелетной тканью. При этом важно подчеркнуть, что это именно целые организмы, а не их части.

Саплементарные девиации составляют 37.8% от общего числа рассмотренных форм и обычно проявляются в удвоении отдельных морфологических структур.

Постериатные девиации крайне редки и составляют только 9.4%. Они связаны с появлением крохотных новообразований «деток» на единичной морфологической структуре.

Возникновение девиантных радиолярий, возможно, связано с двумя основными причинами: с нарушениями в процессе размножения и с мутациями. Мультипликативные и постериатные девиации обусловлены, скорее всего, отклонениями, нарушениями или дефектами при размножении в процессе бинарного деления. Саплементарные девиации, возможно, представляют собой мутации модулей.

Дефекты размножения

Жизненный цикл и процессы размножения у радиолярий в значительной степени не изучены и не известны (Anderson, 1983; De Wever et al., 2001;

Lazarus, 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Петрушевская, 1986). Связано это с огромными трудностями, а подчас и невозможностью культивирования живых радиолярий в искусственных лабораторных условиях. Тем не менее, отдельные наблюдения существуют.

Спорогенез с образованием спор особого типа – суормеров (англ. swarmers) – был изучен и описан О.Р. Андерсоном у коллосферид (Anderson, 1976, 1983). Суормеры формируются внутри центральной капсулы материнской особи, представляют собой жгутиконосные споры с ядром и несколькими липидными вакуолями, окруженными оболочкой. Интересно, что суормеры у радиолярий наблюдались только *in situ*, т. е. только внутри тела материнской особи, и никогда вовне в культуре лабораторной среды или в водном столбе природных условий. Большое сходство суормеров радиолярий и суормеров *Heliozoa* и *Acantharia*, способных к половому размножению (Grell, 1973), привело Андерсона (Anderson, 1983) к выводу, что в жизненном цикле радиолярий фаза полового размножения присутствует наряду с фазой бесполого. Однако половая фаза не была документирована у радиолярий (Lazarus, 1983)¹. Радиоляриям присущ способ бесполого размножения посредством деления (амитоз), которое может быть простым бинарным или множественным (Brandt, 1902; Hollande, Enjumet, 1953; De Wever et al., 2001).

Мультипликативные девиации возникают вследствие нарушения процесса бинарного деления материнской клетки. Деление не доводится до логического конца, и дочерние особи остаются сращенными, объединенными (сиамскими, сдвойникованными) (Anderson, Gupta, 1998) (рис. 1–4).

Большая скорость деления, видимо, может приводить к тому, что одна из дочерних клеток вновь испытывает деление, что приводит к агрегатам из трех-четырех сросшихся индивидов (рис. 3, д, е). При этом один-два индивида из такого агрегата могут испытывать задержку в развитии, что приводит к совместному нахождению в агрегате ювенильных и взрослых особей (рис. 3, д–з, л) (Itaki, Bjørklund, 2006, 2007).

Мутации модулей

Концепция модульности является одной из основополагающих в современной эволюционной биологии развития (evo-devo) (Wagner, 1996; Schlosser, Thieffry, 2000; Bolker, 2000; Parter et al., 2007; Clune et al., 2013; Rozhnov, Mirantsev, 2014). Понятие «модульность» означает способность системы организовать в себе несколько подсистем, субъединиц, подразделений, которые развиваются достаточно независимо от других. Модули имеют иерархическую структуру и могут разделяться и объединяться в процессе их развития.

¹ “A sexual phase has not been demonstrated in the Radiolaria” – Lazarus, 1983, p. 330.

Выявление девиаций отдельных признаков в скелете радиолярий позволяет распознать модульность архитектуры и строения. Морфологические структуры скелета радиолярий иерархичны, и эта иерархия естественна, обусловлена, прежде всего, онтогенезом скелета, временем и порядком заложения тех или иных структур радиолярий (Афанасьева, Амон, 2006; Afanasieva, Amon, 2014). Саплементарные девиации, охарактеризованные выше, позволяют выявить и признать относительную независимость развития нескольких модулей – модули «внутренний каркас», «иглы», «саггитальное кольцо у сатурналид», «общий абрис и габитус (лопасти *Stauraxonaria*)».

Модули могут подвергаться изменениям (мутациям), причем этот процесс не затрагивает другие модули. С точки зрения морфогенеза девиантность помогает выявить достаточно «слабые» модули-блоки в архитектуре скелета, максимально подверженные структурным изменениям. Мутации закрепляются в девиантных отклонениях от нормы, каковые и служат основным индикатором модулярности скелетной конструкции.

Возможные причины возникновения девиаций

Причинами возникновения девиаций у радиолярий могут служить экстремальные условия обитания радиоляриевой планктонной фауны.

В геологической летописи девиантные радиолярии распространены от девона до наших дней, т. е. это достаточно древнее явление. Однако, они распространены не равномерно, а импульсно, когда на отдельных отрезках фанерозоя появляется сразу несколько девиантных форм, а сами эти отрезки могут быть разделены значительными «немыми» временными интервалами. При этом наблюдается определенная приуроченность периодов с высоким содержанием девиантов к геократическим эпохам: девонской, пермско-триасовой и неоген-четвертичной. Геократическим эпохам свойственна большая контрастность и разнообразие климатов как на суше, так в океанах. Возможно, данный фактор мог провоцировать появление девиаций у радиолярий.

Классическая талассократическая меловая эпоха охарактеризована всего лишь двумя представителем девиантных радиолярий (рис. 3, в, г).

Радиолярии – это преимущественно обитатели открытых морских и океанических бассейнов со стабильными условиями, однако они были способны населять и прибрежные акватории, например, в зонах апвеллинга, во фьордах, бухтах, мелких заливах, где условия обитания могли резко меняться и быть контрастными. Возникновение девиантных форм могло быть приурочено к таким нестабильным акваториям.

Особого внимания заслуживают позднедевонские девианты Тимано-Печорского региона и юрские девиантные формы районов Зольнхофена и Орегона.

Района Зольнхофена характеризуется островным палеоландшафтом с обилием лагун и лиманов, отделенных от палеоокеана Тетис барьером губково-водорослево-микробных и коралловых рифов (Schmid et al., 2005). Нанопланктон и радиолярии проникали в лагуны и лиманы в

моменты наиболее высокого стояния вод во время трансгрессии (Dumitrica, 2013). П. Думитрика (Dumitrica, 2013) полагал, что именно сочетание столь необычных условий обитания и привело, с одной стороны, к развитию богатой ассоциации позднеюрских радиолярий, насчитывающей около 550 видов, а с другой стороны, к возникновению многочисленных девиантных форм (рис. 3, *ж–л*; рис. 6, *б, в*).

Фактор загрязнения окружающей среды может привести к глубоким перестройкам в составе радиоляриевой биоты, в том числе к мутагенезу.

В частности, сероводородное заражение в позднем девоне среднефранских придонных вод Доманикового моря Тимано-Печорского региона вызвало появление девиантных отклонений (рис. 4, *е*; рис. 6, *р–т*) (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Амон, 2012; Afanasieva, Amon, 2011).

Радиолярии ранней–средней юры Орегона, США (Yeh, 2009; Yeh, Pessagno, 2012) обитали в акватории предугового бассейна, формировавшегося в районе зоны субдукции, активного магматизма и деформации коры (Dorsey, LaMaskin, 2008). Воды акватории были насыщены продуктами магматизма, что привело к хемомутагенезу у лопастных стакраксонных форм (рис. 6, *а, з, д*) (Yeh, Pessagno, 2012).

Индикаторы уединенных популяционных волн

В результате нарушений экосистем могут начаться макроэволюционные процессы, вызванные ювенильными таксонами при формировании уединенных популяционных волн и инвазий их в новую среду обитания.

Согласно концепции уединенных популяционных волн О.В. Ковалева (Ковалев 2004, 2007, 2011; Kovalev, 2013) популяции видов могут находиться в разных фазах в зависимости от условий окружающей среды. Фазовые переходы заметны в широком диапазоне колебаний плотности популяции и высокой фенотипической изменчивости.

Физическая природа уединенных популяционных волн проявляется исключительно на этапе вторжения организмов в их вторичный ареал. Вместе с тем способность к формированию уединенных волн открывается лишь у филогенетически молодых «ювенильных» таксонов. В эволюционном процессе ювенильные виды-ценофобы сохраняют нестабильное состояние генома при инвазиях в новом ареале и показывают самые высокие темпы адаптивных изменений, что позволяет им завоевывать новые ареалы. Бесконечное разнообразие aberrantных (девиантных) особей встречается только в уединенной волне. При этом самоорганизация в уединенных волнах резко отличается от популяционных процессов в первичном ареале вида (Ковалев, 2004).

Уединенные волны невозможны в пределах первичных ареалов видов. В первичном ареале на родине вида не обнаруживается никаких форм сколько-нибудь значительной изменчивости, поэтому макротаксоны не могут появиться в сукцессиях стабильных систем (Ковалев, 2007; Kovalev, 2013).

Таким образом, процессы девиации, развивающиеся у радиолярий на отдельных отрезках их геологической истории, являются показателем явления возникновения и распространения уединенных популяционных волн при расселении представителей молодых таксонов. Юные девианты осваивают новый для них ареал обитания, отличающийся от прародины вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особый интерес исследователей к девиантным (аберрантным) формам среди современных и ископаемых животных и растений состоит в том, что резкие «уродливые» изменения дискретных признаков и их изменчивость могут указывать на возможные магистральные эволюционные пути развития, как прошлые, уже осуществившиеся, так и будущие, «ждущие» подходящих условий в окружающей среде (Rozhnov, Mirantsev, 2014).

Проанализированные нами примеры девиантных эксцессов у ископаемых и современных радиолярий позволяют прийти к заключению, что явление девиации свойственно не только многоклеточным организмам, но и протистам. С точки зрения морфогенеза скелетных структур радиолярий девиантность помогает выявить лишь достаточно «слабые» модули-блоки в архитектуре скелета, максимально подверженные структурным изменениям, которые как бы замерли в ожидании своего эволюционного шанса. В сущности все рассмотренные морфотипы с девиантными отклонениями являются яркими примерами упущенных возможностей, поскольку их мутации не закрепились у потомков; тогда как все богатство и разнообразие радиолярий только подтверждает факт успешной реализации девиантами своего морфогенетического потенциала в индивидуальном и в историческом развитии.

И хотя сами индивиды с девиантными вариациями не имели эволюционного успеха, однако по частоте распространения ископаемых девиантных форм можно определить вектор инвазионных процессов и, возможно, общий тренд изменчивости и потенциальные пути морфогенеза. Кроме того, девианты являются прекрасными индикаторами изменяющихся и часто неблагоприятных условий среды обитания.

Таким образом, учитывая то, что девиантные формы присутствовали среди всех таксонов радиолярий на протяжении всего фанерозоя, то явление девиантности следует признать не экзотикой или случайностью, а закономерностью «упущенного шанса», пусть и очень редкой.

Мы выражаем глубокую признательность С.В. Рожнову за идею анализа девиантности радиолярий. Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» и РФФИ, проект № 15-05-00451.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агарков Ю.В.* 2014. Этапы асинхронного и синхронного развития кремневого фито- и зоопланктона в позднем мезозое и кайнозое // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Мат-лы 60 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб. С. 23–24.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиоларий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир. 480 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиоларии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012. Биостратиграфия и палеобиогеография радиоларий девона России. М.: ПИН РАН. 280 с.
- Исакова Т.Н., Назаров Б.Б.* 1986. Стратиграфия и микрофауна позднего карбона – ранней перми Южного Урала. М.: Наука. 184 с.
- Ковалев О.В.* 2004. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов / Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах (ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущкая). М.: КМК. С. 53–68.
- Ковалев О.В.* 2007. Фазовые переходы в биологических системах как эволюционный фактор / Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия (ред. О.В. Ковалев, С.Г. Жилин). СПб: изд-во ПИЯФ РАН. С. 21–49.
- Ковалев О.В.* 2011. Физические механизмы эволюционных процессов формирования эукариот (Eukaryota) и макротаксонов фанерозоя // Литосфера. № 5. С. 3–15.
- Петрушевская М.Г.* 1986. Радиолариевый анализ. Л.: Наука. 200 с.
- Северцов А.Н.* 2012. Этюды по теории эволюции: индивидуальное развитие и эволюция. М.: Либроком. 320 с.
- Северцов А.Н.* 1945. Собрание сочинений. Т. 3. Общие вопросы эволюции. М.-Л.: изд-во АН СССР. 530 с. (с. 361–452).
- Afanasieva M.S., Amon E.O.* 2011. Devonian Radiolarians of Russia // *Paleontol. j.* V. 45. No. 11. P. 1313–1532.
- Afanasieva M.S., Amon E.O.* 2014. Biomineralization of radiolarian skeletons // *Paleontol. j.* V. 48. No. 14. P. 1481–1494.
- Amon E.O., Braun A., Chuvashov B.I.* 1990. Lower Permian (Artinskian) radiolaria from the Sim type section, Southern Ural // *Geolog. et paleontol.* V. 24. P. 115–137.
- Anderson O.R.* 1976. Fine structure of a collodarian radiolarian (*Sphaerozoum punctatum* Müller, 1858) and cytoplasmic changes during reproduction // *Mar. micropaleontol.* V. 1. P. 287–297.
- Anderson O.R.* 1983. Radiolaria. N.-Y., Springer. 365 p.
- Anderson O.R., Gupta S.M.* 1998. Evidence of binary division in mature central capsules of a collosphaerid colonial radiolarian, implications for shell ontogenetic patterns in modern and fossil species // *Palaeontologia electronica.* Iss. 1(1). 13 p.
- Bjørklund K.R.* 1972. Radiolarienes (Rhizopoda, Protozoa) Drsvariasjon og vertikalfordeling i Korsfjorden, vest Norge, med bemerkninger om de vanligste artenes systematikk

og geografiske utbredelse. Cand. Real. // Thesis in marine biology, biological station, University of Bergen.

- Bjørklund K.R.* 1974a. A rare skeleton form in *Echinomma leptodermum* (Spumellarina, Radiolaria) // *Sarsia*. V. 56. P. 43–46.
- Bjørklund K.R.* 1974b. The seasonal occurrence and depth zonation of radiolarians in Korsfjorden, Western Norway // *Sarsia*. V. 56. P. 13–42.
- Bolker J.A.* 2000. Modularity in development and why it matters to evo-devo // *Am. Zool.* V. 40. No. 5. P. 770–776.
- Bragina L.G.* 2004. Cenomanian-Turonian radiolarians of northern Turkey and the Crimean Mountains // *Paleontol. j.* V. 38 (suppl. 4). P. 325–456.
- Brandt K.* 1902. Beiträge zur Kenntnis der Colliden // *Arch. protistenkunde*. Bd 1. S. 59–88.
- Caridroit M., Degardin J.-M., Derycke C.* et al. 1997. Un assemblage microfaunistique remarquable du Paléozoïque supérieur de Turquie (radiolaires, conodontes, ostracodes, foraminifères, microrestes de vertébrés) // *Geobios*. No. 20. P. 109–115.
- Clune J., Mouret, J.-B., Lipson H.* 2013. The evolutionary origins of modularity // *Proc. r. soc. B*. V. 280. No. 1755. P. 2012–2863.
- De Wever P.* 1985. Sur l'existence, dès le Paléozoïque, de radiolaires siamois // *Rev. paléobiol.* V. 4. No. 1. P. 111–116.
- De Wever P., Miconnet P.* 1985. Datations directes des radiolarites du Bassin du Lagonegro (Lucanie, Italie Méridionale). Implications et conséquences // *Revista Española de micropaleontología*. V. 17. No. 3. P. 373–402.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.-P.* et al. 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach. 533 p.
- Dumitrica P.* 2013. Siamese twins and twin-like skeletons in Mesozoic Polycystine Radiolaria // *Rev. micropaleontol.* V. 56. P. 51–61.
- Feng Q., Liu B.* 1993. Permian radiolarians on Southwest Yunnan // *Earth sci.* V. 18. No. 5. P. 553–564.
- Feng Q., Gu S., He W., Jin Y.* 2007. Latest Permian Entactinaria (Radiolaria) from southern Guangxi, China // *Micropalaeontol.* V. 26. P. 19–37.
- Grell K.G.* 1973. Protozoology. Berlin, Springer-Verlag. 554 p.
- Haeckel E.* 1862. Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria) – Eine monographie. Berlin, Reimer. 572 p.
- Hollande A., Enjument M.* 1953. Contribution à l'étude biologique des Sphaerocollides (Radiolaires Collodares et Radiolaires Polycycttares et leurs parasites). 1. Thalassicollidae, Physematidae, Thalassophysidae // *Ann. sci. nat. zool. biolog. animal.* Ser. 11. V. 15. No. 1. S. 99–183.
- Itaki T., Bjørklund K.R.* 2006. “Twin-skeletons” in actinomid radiolarians in the Japan Sea // *InterRad 11 & Triassic stratigraphy symposium*; 19-24 March 2006, Wellington, New Zealand. Wellington: Institute of geol. and nuclear sci. P. 71.
- Itaki T., Bjørklund K.R.* 2007 (2008). Conjoined radiolarian skeletons (Actinommidae) from the Japan Sea sediments // *Micropaleontol.* V. 53. No. 5. P. 371–389.

- Itaki T., Ikehara K., Motoyama I., Hasegawa Sh.* 2004. Abrupt ventilation changes in the Japan Sea over the last 30 ky: evidence from deep-dwelling radiolarians // *Palaeogeogr., palaeoclimat., palaeoecol.* V. 208. P. 263–278.
- Kovalev O.V.* 2013. On the rate of evolutionary processes in solitary population waves: phase transitions in microevolution // *Paleontol. j.* V. 47. No. 10. P. 1170–1177.
- Kling S.A.* 1971. Dimorphism in Radiolaria / Proc. II planktonic conf. Roma. 1970. V. 1. Ed. A. Farinacci. Roma: edizioni tecnoscienza. P. 663–667.
- Lazarus D.* 1983. Speciation in pelagic Protista and its study in the planktonic microfossil record: a review // *Paleobiology.* V. 9. No. 4. P. 327–340.
- Lazarus D.* 2005. A brief review of radiolarian research // *Paläontologische Zeitschrift.* V. 79. No. 1. P. 183–200.
- Nestell G.P., Nestell M.K.* 2010. Late Capitanian (latest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Apache Mountains // *Micropaleontol.* V. 56. Nos. 1-2. P. 7–68.
- Parter M., Kashtan N., Alon U.* 2007. Environmental variability and modularity of bacterial metabolic networks // *BMC Evolutionary Biology.* V. 7:169. P. 1–8.
- Rozhnov S.V., Mirantsev G.V.* 2014. Structural Aberrations in the Cup in Cladid Crinoids from the Carboniferous of the Moscow Region // *Paleontol. j.* V. 48. No. 12. P. 1243–1257.
- Saesaengseerung D., Sashida K., Sardud A.* 2007. Devonian to Triassic radiolarian faunas from northern and northeastern Thailand // *GEOTHAI'07 Intern. conf. geol. of Thailand: Towards sustainable development and sufficiency economy.* Nanjing. P. 54–71.
- Schlosser G., Thieffry D.* 2000. Modularity in development and evolution // *Bioessays.* V. 22. P. 1043–1045.
- Schmid D.U., Leinfelder R.R., Schweigert G.* 2005. Stratigraphy and palaeoenvironments of the Upper Jurassic of Southern Germany – A review // *Zitteliana.* Bd 26. S. 31–41.
- Sugiyama K.* 1992. New spumellarians (Radiolaria) from the Lower Miocene Toyhama Formation, Morozaki Group, central Japan // *Bull. Mizunami fossil mus.* No. 19. P. 193–197.
- Sugiyama K.* 1997. Triassic and Lower Jurassic radiolarian biostratigraphy in the siliceous claystone and bedded chert units of the southeastern Mini Terrane, Central Japan // *Bull. Mizunami fossil mus.* No. 24. P. 79–193.
- Takahashi K.* 1981. Vertical flux, ecology and dissolution of Radiolaria in tropical oceans: implications for the silica cycle. Doctoral dissertation, Woods Hole Oceanographic Institution / Massachusetts institute of technology, WHOI-81-103. P. 1–460.
- Takahashi K., Honjo S.* 1981. Vertical flux of Radiolaria: a taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic // *Micropaleontol.* V. 27. No. 2. P. 140–190.
- Van de Paverd P.J.* 1995. Recent Polycystine Radiolaria from the Snellius-II Expedition. Doctoral dissertation. Paleontological mus. of Oslo. Amsterdam. 351 p.

- Wagner G.P.* 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity // *Am. zool.* V. 36. No. 1. P. 36–43.
- Wang Yu-j., Luo H.* 2009. Upper Devonian (Frasnian) Helenifore robustum radiolarian fauna from the Bazhai Village in Ziyun County, Guizhou Province // *Act. micropalaeontol. sin.* V. 26. No. 2. P. 129–138.
- Wang Yu-J., Yang Q., Cheng Y.-N., Li J.-X.* 2006. Lopingian (Upper Permian) radiolarian biostratigraphy of South China // *Palaeoworld.* V. 15. P. 31–53.
- Yeh K.-Y.* 1987. Taxonomic studies of Lower Jurassic Radiolaria from East-Central Oregon // *Nat. mus. nat. sci., Taiwan. Spec. publ. No. 2.* P. 1–109.
- Yeh K.-Y.* 2009. A Middle Jurassic radiolarian fauna from South Fork member of Snowshoe formation, east-central Oregon // *Collection and res. nat. mus. nat. sci., Taiwan.* V. 22. P. 15–125.
- Yeh K.-Y., Pessagno E.A.* 2012. Abnormal Higmastra tests in a Middle Jurassic radiolarian fauna from the Snowshoe formation, East-Central Oregon // *Radiolaria: Newslett. intern. ass. radiolarian paleontologists.* V. 28. P. 109–111.

Deviations in individual development of radiolarians

M.S. Afanasieva, E.O. Amon

Deviations in the construction of radiolarian skeletons are extremely rare in the geological history. They are found from the Devonian to the Recent. It is a very ancient and recurring phenomenon, so it should be recognized not as exotic or eventuality, but as regularity “missed chance”. 61 deviant species are revealed in all three subphyla of Radiolaria: Polycystina, Phaeodaria and Collodaria. They are identified in all five classes of Polycystina subphylum: Spumellaria, Sphaerellaria, Stauraxonaria, Nassellaria and Aculearia. Three types of deviations in radiolarian skeletons are proposed: multiplicative, posteritive and supplementaritive.

Keywords: Radiolaria, Phanerozoic, multiplicative, posteritive and supplementaritive types of deviations, “missed chance”.

УДК 563.14

ТРАНСФОРМАЦИИ ФУЛЛЕРЕНОВ КАК АНАЛОГИ МИКРОЭВОЛЮЦИЙ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ

Ю.Л. Войтеховский, Д.Г. Степенщиков

ФГБУН Геологический институт Кольского научного центра РАН
woyt@geoksc.apatity.ru

В статье обращено внимание на гомологию в структурах фуллеренов – полиэдрических молекул, на которых разрешены лишь 5- и 6-угольные грани – и скелетов радиолярий: *Heliosphaera inermis*, *H. tenuissima*, *H. actinota*, *H. echinoides*, *H. elegans*; *Circogonia dodecahedra*; *Haliomma capillaceum*, *Ethmosphaera siphonophora* Hkl. и др. Современные химические технологии позволяют изменять фуллерены к нужным (например, наиболее симметричным и стабильным) формам. Соответствующие компьютерные алгоритмы (например, SW-трансформации) разбивают многообразие фуллеренов-изомеров на классы эквивалентности. Высказана гипотеза о том, что трансформации фуллеренов моделируют микроэволюции скелетов радиолярий, а классы эквивалентности имеют таксономическое значение.

ВВЕДЕНИЕ

В предыдущих работах (Войтеховский, 2001, 2002, 2004; Войтеховский и др., 2006) авторами указано на гомологию в структурах фуллеренов и весьма различных биологических объектов: скелетов Radiolaria, колоний Volvocasea, капсидов икосаэдрических Viruses. Она обусловлена не их вещественной реализацией, а геометрической (лучше сказать – топологической ввиду широко распространенных неразрывающих деформаций) оптимальностью структур в отношении минимума материальных, энергетических и, может быть, временных затрат на воспроизводство.

Первые изображения скелетов Radiolaria, которые сегодня относят к классу фуллеренов (выпуклые полиэдры, на которых разрешены лишь 5- и 6-угольные грани), опубликованы в работах (Naesckel, 1884, 1887; рис. 1) как

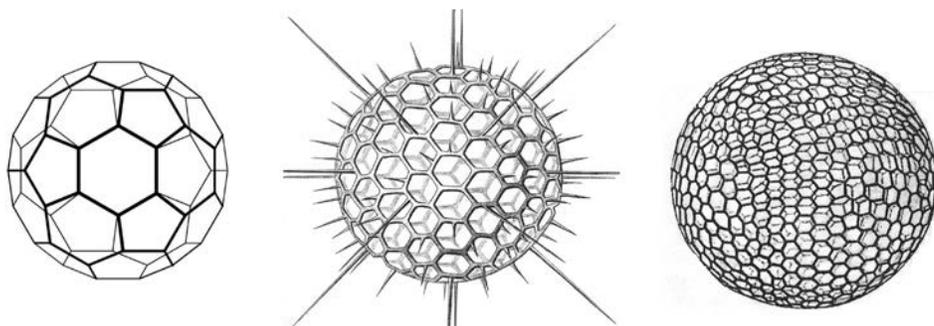


Рис. 1. Фуллерен C_{60} (слева), скелеты *Heliosphaera echinoides* Hkl. (в центре, Haeckel, 1884, 1887, 2005; Геккель, 2009) и *Aulonia hexagona* Hkl. (справа, Thompson, 1945).

свидетельство «красоты форм в морских глубинах», за которой кроется некоторая целесообразность. В работе (Мордохай-Болтовской, 1936, 2012) выведены первые уравнения, характеризующие топологию этой структуры (например, ровно 12 пентагонов при любом – кроме 1 – числе гексагонов). В монографии (Thompson, 1945; рис. 1) эти соотношения открыты заново.

Гомологию фуллеренов и скелетов *Radiolaria* поддерживают и современные специалисты. «Небезынтересно отметить, что потенциально стабильными являются фуллерены... максимально симметричные, ... этим условиям отвечают икосаэдрическая и додекаэдрическая группы полиэдров, часто воплощающиеся в скелетах сферических радиолярий» (Афанасьева, Амон, 2004). Здесь уместно вспомнить *Circogonia icosahedra* Hkl. и *Circogonia dodecahedra* Hkl, принципы организации которых заложены в названиях. Правда, после Э. Геккеля, кажется, никто не находил представителей этих видов. «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» (Афанасьева, Амон, 2013).

Последняя цитата подсказывает новый аспект темы – распространить гомологию фуллеренов и скелетов *Radiolaria* с морфологии на их эволюции. Оговоримся, что весьма разные трансформации фуллеренов сегодня выполняются в лабораторном и компьютерном вариантах. В то же время детальное изучение скелетов *Radiolaria* (подсчет граней-дырок скелета, определение положений 5-угольных граней в нем и его точечной группы симметрии, и т. д.) и тем более прослеживание их эволюций никогда не выполнялись, возможно, из-за технической сложности процедуры. Перенесение результатов с фуллеренов на скелеты *Radiolaria* пока следует рассматривать как гипотетическое.

МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Открытие фуллеренов как нового класса (суперароматических) соединений (Kroto et al., 1985) породило целое направление химических технологий и компьютерного моделирования. Первые проблемы – исчерпывающее перечисление многообразия фуллеренов C_n с ростом числа атомов n и прогноз стабильности молекул в различных (углеродных, металлоуглеродных и др.) реализациях. В первом направлении укажем на систематическую работу (Fowler, Manolopoulos, 1995). Авторы перечислили фуллерены диапазона $C_{20} - C_{100}$ (Войтеховский, Степенщиков, 2002, 2003), охарактеризовав их точечными группами симметрии, что сделало результаты максимально пригодными для приложений, учитывающих стабильность структур. Эффективный критерий стабильности, применимый к структурам любого рода – химическим, минеральным, биологическим – предложен первооткрывателем фуллеренов: потенциально стабильны самые симметричные структуры без контактирующих пентагонов (Kroto, 1987). Согласно этому критерию, в диапазоне $C_{60} - C_{100}$ авторами выделены 14 форм (рис. 2).

Химические технологии поставили вопрос об исправлении топологии фуллерена к нужному – например, наиболее симметричному и стабильному – виду. Желательно, чтобы предельно простой алгоритм решал как можно более широкий круг задач. Для целей химического дизайна эти условия очевидны. В работе (Stone, Wales, 1986) предложена SW-трансформация (по первым буквам фамилий). Она состоит в изменении ориентации хи-

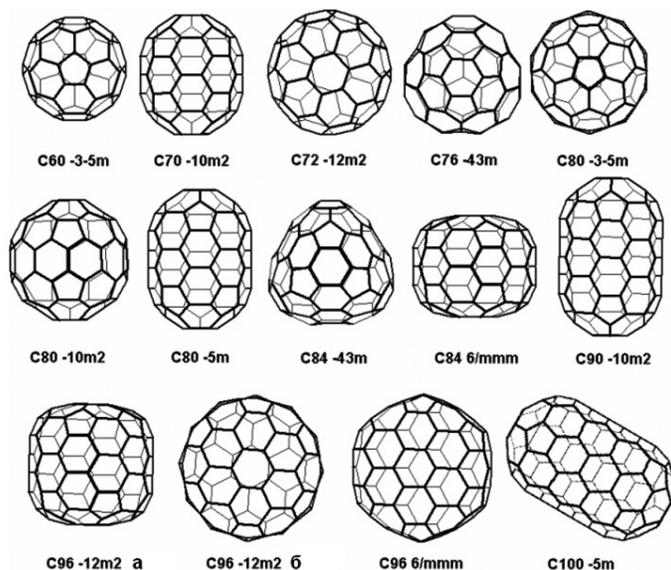


Рис. 2. Потенциально стабильные фуллерены диапазона $C_{60} - C_{100}$.

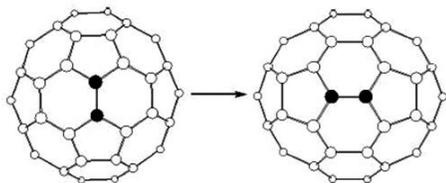


Рис. 3. SW-трансформация на фуллере C_{60} .

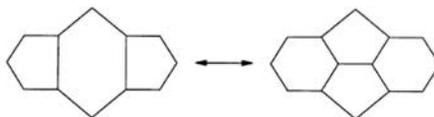


Рис. 4. Трансформация Эндо-Крото.

мических связей в небольшом замкнутом контуре (рис. 3) с сохранением остальной части фуллера. Очевидное условие применимости – наличие нужного фрагмента со сближенными пентагонами. Результат – его поворот на 90° . Дважды выполненная, SW-трансформация возвращает форму к исходной. Поэтому она может применяться многократно, только если действует все новые подходящие фрагменты.

Насколько эффективен этот алгоритм? Вопрос изучался рядом авторов (Babić, Trinajstić, 1993; Austin et al., 1995; Babić et al., 1995; Balaban et al., 1996; Степенчиков, Войтеховский, 2013). Так, для многообразия из 1812 изомеров C_{60} установлено, что к 31 форме SW-трансформация не применима – в них нет нужного фрагмента со сближенными пентагонами. Зато остальные разбиваются на 13 классов с весьма различным числом изомеров: 1, 1, 2, 2, 2, 2, 3, 3, 4, 6, 18, 27, 1710. Обращают внимание три обстоятельства: 1) процедура применима более чем к 98% форм; 2) она дает немалое число классов, в каждом из которых возможен поиск оптимальной (например, самой симметричной) формы; 3) в самом обширном классе оказалось более чем 94(96)% форм от их общего (доступного для трансформации) числа.

Иная трансформация предложена в работе (Endo, Kroto, 1992). Как и предыдущая, она требует двух сближенных пентагонов (рис. 4) и потому применима не ко всем фуллеренам. При этом недостатке она более радикальна. (1) При сохранении контура она соединяет (разделяет) два пентагона. Согласно критерию Крото, контакт двух (тем более трех) пентагонов повышает кривизну и понижает стабильность фуллера. На этом фоне может повышаться его симметрия и стабильность. Таким образом, преобразование слева направо (рис. 4) не является заведомо невыгодным, а обратное – выгодным. (2) Еще более радикально то, этот алгоритм создает (уничтожает) в фуллере 1 гексагон и 2 вершины, переводя его в соседний класс изомеров C_n .

Возможен ли алгоритм, лишенный отмеченного недостатка, то есть применимый ко всем фуллеренам? Скорее всего, нет. Так, из всего многообразия выделяется простейший фуллерен C_{20} – платонов додекаэдр, на котором вообще нет гексагонов. Авторы предложили SV-трансформацию, для которой нужен лишь 1 пентагон, контактирующий с 2 смежными гексагонами (рис. 5). Доказано, что она заведомо применима там, где



Рис. 5. SV-трансформация на фрагменте фуллерена.

применима SW-трансформация (Степенщиков, Войтеховский, 2013). Она создает дефект структуры в виде октагона с открытой связью, перемещаемый по поверхности фуллерена и исчезающий после взаимодействия с встреченным пентагоном. Вопрос о том, как SV-трансформация разбивает многообразия изомеров на классы, изучается компьютерными методами.

Наконец, есть подход, радикально обобщающий идею SW-трансформации. Это замещение крупных фрагментов фуллерена заплатками с тем же контуром, но другой внутренней организацией. Для различных контуров изданы атласы заплаток (Brinkmann, Fowler, 2003; Brinkmann et al., 2003). Этот подход далек от простого алгоритма и скорее напоминает индивидуальное творчество. Вопросы универсальности, эффективности, разбиений на классы здесь отпадают сами собой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Находка полиэдрических структур типа фуллеренов на разных уровнях иерархии природы в минеральных и биологических системах доказывает, что здесь имеет место фундаментальная гомология, причина которой – минимизация материальных, энергетических и, возможно, временных затрат для достижения всякий раз иных целей.

Признавая и наблюдая макроэволюцию биологических видов, мы чаще всего не понимаем логики микроэволюции. Использует ли природа случайные элементарные изменения или какие-то конструктивные алгоритмы? Математическое моделирование допускает оба варианта. Но первый обращает нас к подчас невыполнимым перечислительным задачам, второй требует угадать нужный алгоритм. Говоря об элементарных изменениях, мы по сути не знаем, как они выглядят, например, для *Radiolaria* со скелетами типа фуллеренов. Тогда в чем результат? В очевидной программе дальнейших исследований.

Нужно установить, к каким формам C_n относятся скелеты радиолярий: *Heliosphaera inermis*, *H. tenuissima*, *H. actinota*, *H. echinoides*, *H. elegans*; *Circogonia dodecahedra*; *Haliomma capillaceum*, *Ethmosphaera siphonophora* Нкл. и др. Этот вопрос *de facto* поставлен Э. Геккелем, но никем не решался – никого не интересовало число гексагонов и расположение среди них 12 пентагонов. Но в этом и состоит суть их топологии. Для каждого вида надо установить топологическое разнообразие скелетов-изомеров. Анализ

преобладающих форм, точечных групп симметрии, классов эквивалентности относительно простых алгоритмических (например, SW-) трансформаций и т. д. в совокупности может подсказать решение целого ряда взаимосвязанных вопросов, касающихся их таксономии и микроэволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С., Амон Э.О. 2004. Синергетика пространственно-структурных взаимосвязей в биоминерализации скелетов радиолярий // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Тюмень: изд-во ТюмГНГУ. С. 167–172.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. 2013. Симметрия в скелетах радиолярий: правила и исключения // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН. С. 89–104.
- Войтеховский Ю.Л. 2001. О морфологическом разнообразии колоний *Pandorina morum* (Müll.) Bory (Volvocaceae) // Журн. общ. биол. Т. 62. № 5. С. 425–429.
- Войтеховский Ю.Л. 2002. Биоминеральные гомологии: фуллерены, радиолярии, вольвоксы // Биниология, связь с другими парадигмами естествознания. Тюмень: изд-во ТюмГНГУ. С. 112–118.
- Войтеховский Ю.Л. 2004. Примеры биоминеральной гомологии. I. Фуллерены и радиолярии. II. Вольвоксы и вирусы // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках. Тюмень: изд-во ТюмГНГУ. С. 59–65.
- Войтеховский Ю.Л., Степенищikov Д.Г. 2002. Фуллерены C_{20} – C_{60} : каталог комбинаторных типов и точечных групп симметрии. Апатиты: изд-во К & М. 55 с.
- Войтеховский Ю.Л., Степенищikov Д.Г. 2003. Фуллерены C_{62} – C_{100} : каталог комбинаторных типов и точечных групп симметрии. Апатиты: изд-во К & М. 50 с.
- Войтеховский Ю.Л., Тимофеева М.Г., Степенищikov Д.Г. 2006. Принцип Кюри и морфологическое разнообразие колоний *Pandorina morum* (Müll.) Bory (Volvocaceae) // Журн. общ. биол. Т. 67. № 3. С. 206–211.
- Геккель Э. 2009. Красота форм в морских глубинах. СПб.: изд-во В. Регена. 116 с.
- Мордухай-Болтовской Д.Д. 1936. Геометрия радиолярий // Уч. зап. Ростов-на-Дону ун-та. Вып. 8. С. 1–91.
- Мордухай-Болтовской Д.Д. 2012. Геометрия радиолярий. М.: ЛИБРОКОМ. 104 с.
- Степенищikov Д.Г., Войтеховский Ю.Л. 2013. Трансформация гигантских фуллеренов // Геология и полезные ископаемые Кольского региона. Тр. X Всерос. научн. сес. Апатиты, 7–10 апр. 2013 г. Апатиты: изд-во К & М. С. 220–222.
- Степенищikov Д.Г., Войтеховский Ю.Л. 2013. SW-трансформация фуллеренов // Математические исследования в естественных науках. Тр. IX Всерос. научн. школы. Апатиты, 10–11 окт. 2013 г. Апатиты: изд-во К & М. С. 81–83.
- Austin S.J., Fowler P.W., Manolopoulos D.E. et al. 1995. The Stone-Wales map for C_{60} // Chem. phys. let. V. 235. P. 146–151.

- Babić D., Bassoli S., Casartelli M.* et al. 1995. Generalized Stone-Wales transformations // *Molecular simul.* V. 14. P. 395–401.
- Babić D., Trinajstić N.* 1993. Pyracylene rearrangement classes of fullerene isomers // *Comp. chem.* V. 17. N 3. P. 271–275.
- Balaban A.T., Schmalz T.G., Zhu H.* et al. 1996. Generalizations of the Stone-Wales rearrangement for cage compounds, including fullerenes // *J. mol. structure.* V. 363. P. 291–301.
- Brinkmann G., Fowler P.W.* 2003. A catalogue of growth transformations of fullerene polyhedra // *J. chem. inf. comp. sci.* V. 43. P. 1837–1843.
- Brinkmann G., Fowler P.W., Justus C.* 2003. A catalogue of isomerization transformations of fullerene polyhedra // *J. chem. inf. comp. sci.* V. 43. P. 917–927.
- Endo M., Kroto H.W.* 1992. Formation of carbon nanofibers // *J. phys. chem.* V. 96. P. 6941–6944.
- Fowler P.W., Manolopoulos D.E.* 1995. An atlas of fullerenes. Oxford: Clarendon press. 392 p.
- 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.
- Haeckel E.* 2005. Kunstformen aus dem Meer. München – Berlin – London – N.-Y.: Prestel Verlag.
- Kroto H.W.* 1987. The stability of the fullerenes C_n , with $n = 24, 28, 32, 36, 50, 60$ and 70 // *Nature.* V. 329. P. 529–531.
- Kroto H.W., Heath J.R., O'Brien S.C.* et al. 1985. C_{60} : Buckminsterfullerene // *Nature.* V. 318. P. 162–163.
- Stone A.J., Wales D.J.* 1986. Theoretical studies of icosahedral C_{60} and some related species // *Chem. phys. let.* V. 128. P. 501–503.
- Thompson D'A.W.* 1945. On growth and form. Cambridge: univ. press. 1136 p.

Fullerene transformations as the analogies of Radiolarian skeleton microevolutions

Yu.L. Voytekhovskiy, D.G. Stepenshchikov

The analogy in the structures of fullerenes (*i.e.* polyhedral molecules with the 5- and 6-gonal facets allowed only) and Radiolarian skeletons (*Heliosphaera inermis*, *H. tenuissima*, *H. actinota*, *H. echinoides*, *H. elegans*; *Circogonia dodecahedra*; *Haliomma capillaceum*, *Ethmosphaera siphonophora* Hkl. et al.) is briefly considered in the paper. The recent chemical methods allow us to change the fullerenes to the desirable forms, *ex.* the most symmetrical and therefore stable ones. The computer algorithms (*ex.* SW-transformations) divide the variety of fullerenes-isomers into the classes of equivalency. The hypothesis is stated that the transformations of fullerenes simulate the Radiolarian skeleton microevolutions while the classes of equivalency are of taxonomic significance.

УДК 564.551

ПРОБЛЕМА СХОДСТВА В МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ БРАХИОПОД

Г.А. Афанасьева

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

Рассмотрено явление близкого сходства наружного строения раковины у представителей ряда отрядов замковых брахиопод, принадлежащих разным таксонам, которое необходимо учитывать при таксономических идентификациях и филогенетических реконструкциях. Дана оценка возможного механизма появления этих форм в связи с морфогенетической общностью организмов, близких в структурном отношении.

Для морфологической эволюции брахиопод характерно одновременное или разновременное появление в ходе исторического развития ряда групп внешне близко сходных форм, не принадлежащих одному и тому же таксону – гомеоморф. Схождение признаков наружного строения раковины у этих животных так же закономерно, как и увеличение разнообразия габитусов, в связи с чем, выявление гомеоморфии для таксономической идентификации и филогенетических реконструкций играет не меньшую роль, чем выяснение путей морфологической дивергенции.

Трудности таксономической идентификации в связи с широким распространением гомеоморфии среди представителей всех отрядов замковых брахиопод неоднократно подчеркивались многими исследователями. Отмечаются они и в настоящее время, несмотря на возросшую детальность морфологических исследований. Внешнее подобие характеризует роды, имеющие различное внутреннее строение раковины, принадлежащие разным семейственным группам. Гомеоморфия особенно характерна для представителей отряда Terebratulida, при изучении которых и был предложен этот термин (Buckman, 1895). Присутствие гомеоморфных родов среди теребратулид ранее неоднократно указывалось при описании материала разного возраста

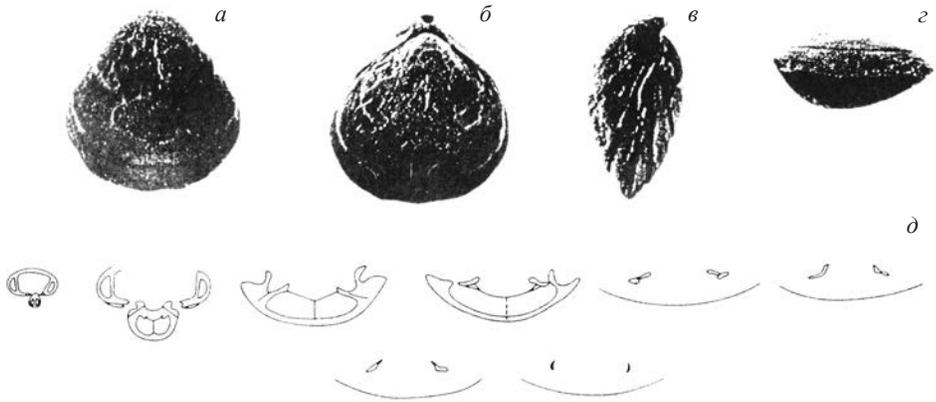


Рис. 1. *Sokelasma guttiformis* Smirnova, 2004: *a* – вид со стороны брюшной створки, *б* – вид со стороны спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – серия поперечных срезов раковины; восток Русской платформы; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус (Смирнова, 2004, табл. VI, фиг. 1а–г; рис. 1 частично).

(Buckman, 1901; Stehli, 1956; Rudwick, 1965; Muir-Wood, 1965; Григорьева, 1967; Brügge, 1974 и др.). В текущем столетии в последней глобальной сводке по брахиоподам *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt H, Brachiopoda revised*, наличие гомеоморф в ряде случаев даже специально отмечается в родовых диагнозах теребратулид, подчеркивая тем самым важность распознавания их при определении систематической принадлежности. Так, в качестве гомеоморф рода *Cheirothyris* Rollier, 1919 надсемейства *Zeillerioidea* из киммериджского яруса верхней юры Франции, Швейцарии, Германии в его диагнозе указаны роды *Ismenia* King, 1850 надсемейства *Laqueoidea* из верх-

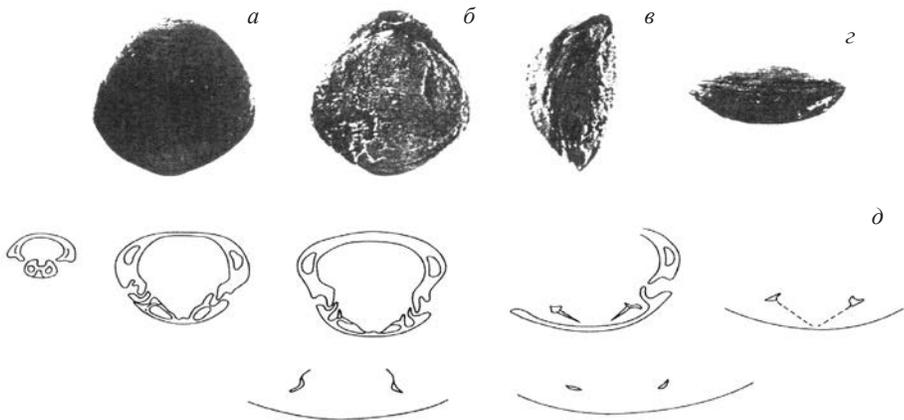


Рис. 2. *Beecheria angusta* (Netschajew, 1894): *a* – вид со стороны брюшной створки, *б* – вид со стороны спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – серия поперечных срезов раковины; восток Русской платформы; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус (Смирнова, 2004, табл. VI, фиг. 3а–г; рис. 3 частично).

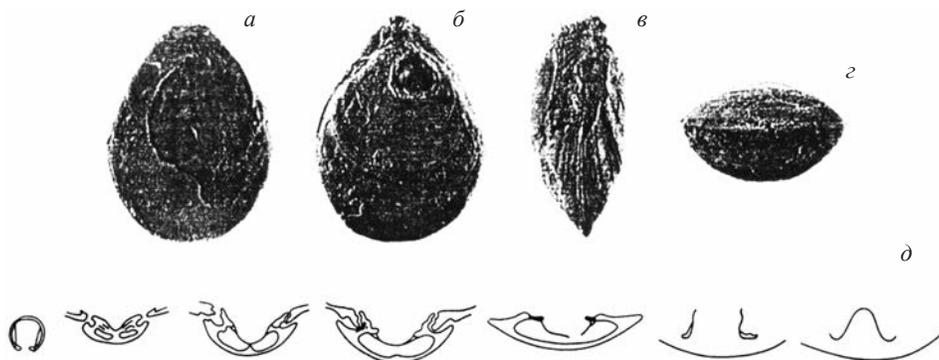


Рис. 3. *Gruntelasma bajtuganensis* Smirnova, 2004: *а* – вид со стороны брюшной створки, *б* – вид со стороны спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – серия поперечных срезов раковины; восток Русской платформы, верхняя пермь, нижнеказанский подъярус (Смирнова и др., 2004, рис. 4а–г; рис. 5 частично).

ней юры – нижнего мела Западной Европы и России и *Trigonellina* Buckman, 1907 надсемейства *Kingenoidea* из верхней юры Европы (Baker, 2006). В свою очередь, род *Cheirothyris* упомянут как гомеоморф в диагнозе рода *Cheirothyropsis* Makridin, 1964 надсемейства *Loboidothyroidea* из келловейского яруса средней юры России и Западной Европы (Lee et al., 2006). При внешнем подобии эти роды имеют различное внутреннее строение раковины. Первые три рода характеризуются наличием зубных пластин и длинной петли брахидия. Их отличия состоят в основном в деталях строения петли: у *Cheirothyris* она почти достигает переднего края раковины, снабжена широкими нисходящими пластинами и поперечной лентой, у *Ismenia* поверхность петли в передней части игольчатая, у *Trigonella* петля двойная. У рода *Cheirothyropsis* зубные пластины отсутствуют и петля брахидия короткая. В этой же сводке отмечено широкое распространение гомеоморфии у родов отряда *Rhynchonellida* (Savage et al., 2002).

Типичным примером гомеоморфии у теребратулид является также разительное сходство родов *Beecheria* Hall et Clarke, 1893 и *Sokelasma* Smirnova, 2004 семейства *Beecheriidae* Smirnova, 2004, а также *Gruntelasma* Smirnova, 2004 и *Grigorjevelasma* Smirnova, 2004 семейства *Dielasmatidae* Schuchert, 1913 из казанского яруса верхней перми востока Русской платформы. Роды семейства *Beecheriidae* отличаются от родов семейства *Dielasmatidae* по внутреннему строению раковины: слабо выраженными замочными пластинами и круральными основаниями, опирающимися на дно спинной створки. Ранее все эти формы относились к одному роду *Dielasma* King, 1859 (Смирнова, 2004; Смирнова и др., 2004) (рис. 1–4).

Среди других отрядов гомеоморфия особенно присуща тем из них, которые характеризуются наиболее консервативным морфологическим типом, например, *Orthida* и *Chonetida*. Наружное сходство родов ортид *Mimella*

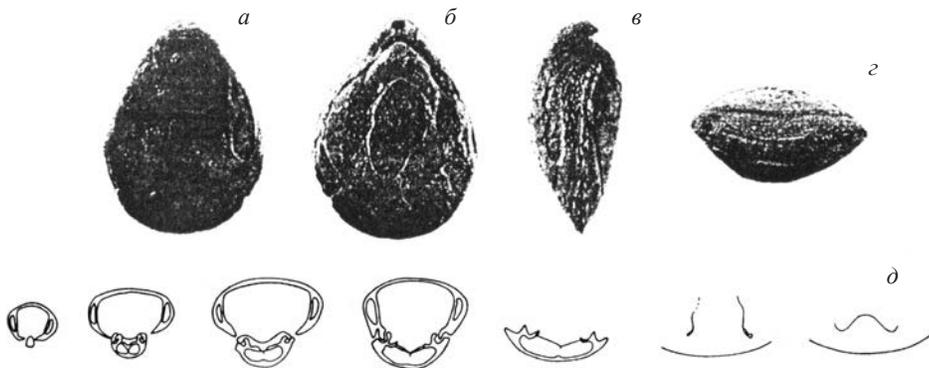


Рис. 4. Grigorjevelasma rossica Smirnova, 2004: *a* – вид со стороны брюшной створки, *б* – вид со стороны спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – серия поперечных срезов раковины; восток Русской платформы; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус (Смирнова и др., 2004, рис. 2 частично; рис. 4н–р).

Соопер, 1930 надсемейства Plectorthoidea из среднего и верхнего ордовика Средней Азии и Северного полушария и Pionodema Foerste, 1912 надсемейства Enteletoidea из верхнего ордовика Европы и Северной Америки настолько велико, что первоначально оба относились к одному виду рода Pionodema. В то же время эти роды четко различаются по микроструктуре стенки раковины, которая у Mimella непористая, а у Pionodema пористая, а также по внутреннему строению раковины: у Mimella нототириальная платформа развита, а у Pionodema редуцирована (Williams, Harper, 2000; Harper, 2000) (рис. 5, 6).

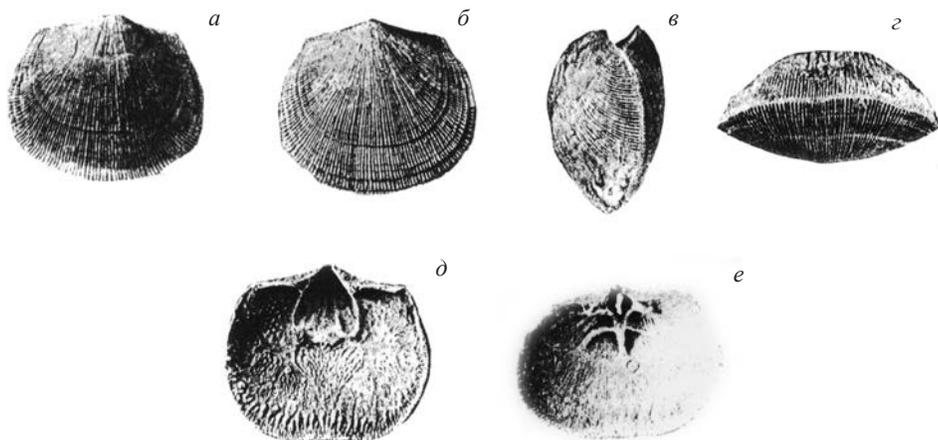


Рис. 5. Mimella globosa (Willard, 1928): *a* – вид со стороны брюшной створки, *б* – вид со стороны спинной створки, *в* – вид сбоку, *г* – вид со стороны переднего края, *д* – внутреннее строение брюшной створки, *е* – внутреннее строение спинной створки; Северная Америка, верхний ордовик, карадокский ярус (Williams, Harper, 2000, fig. 550.2a–f).

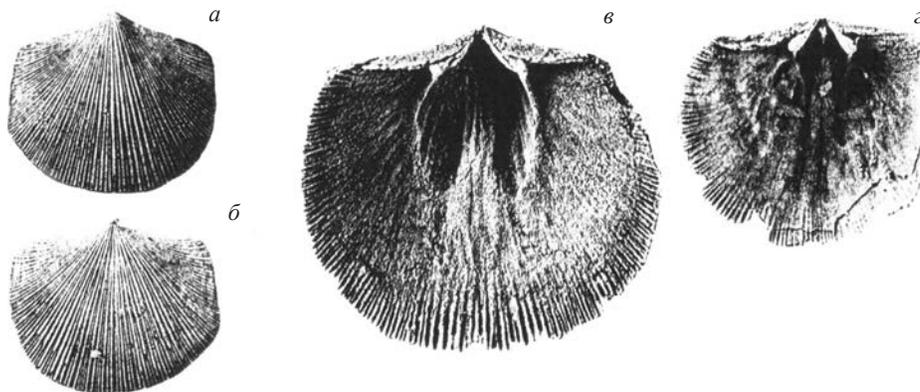
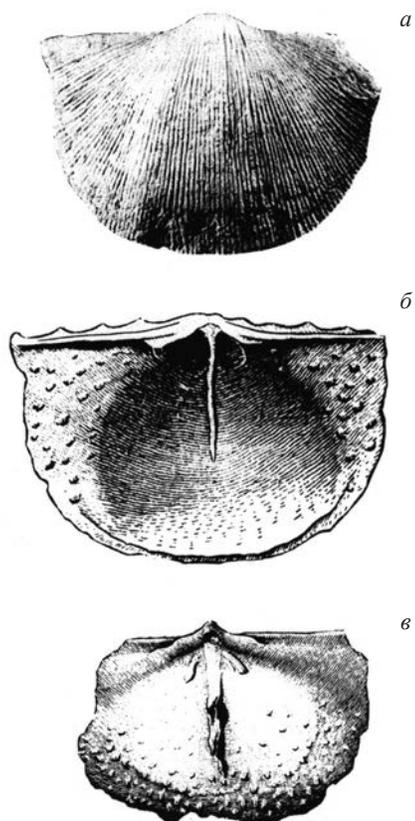


Рис. 6. *Pionodema subaequata* (Conrad, 1843): *a* – вид со стороны брюшной створки, *б* – вид со стороны спинной створки, *в* – внутреннее строение брюшной створки, *г* – внутреннее строение спинной створки; Северная Америка; верхний ордовик, карадокский ярус (Nagrer, 2000, fig. 601.1a–d).



Роды хонетид *Rugosochonetes* Sokolskaja, 1950 надсемейства *Chonetoidae* из нижнего карбона и *Permochetes* Afanasjeva, 1977 надсемейства *Apoplioidae* из нижней перми, встречающиеся повсеместно, практически неразличимы по общему габитусу, но существенно отличаются по внутреннему строению раковины: у *Rugosochonetes* на внутренней поверхности спинной створки хорошо развита срединная септа, а у *Permochetes* она отсутствует (Афанасьева, 1988; Afanasjeva, 2008) (рис. 7, 8).

Ясно, что вследствие широкого распространения явления гомеоморфии у брахиопод его необходимо учитывать и при воссоздании их истории развития, выяснении спец-

Рис. 7. *Rugosochonetes serpukhovensis* Afanasjeva, 1976: *a* – брюшная створка снаружи, *б* – внутреннее строение брюшной створки, *в* – внутреннее строение спинной створки; Русская платформа, Калужская область; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт (Афанасьева, 1988, рис. 52).

ифики морфологической эволюции групп и родственных связей отдельных таксонов. Гомеоморфы появлялись в отдельных стволах неоднократно и спорадически, нарушая последовательность проявления основных тенденций в развитии, выявленных в результате морфо-биологического анализа. Однако, даже при детальности морфологических исследований, лежащих в основе современных систематических и филогенетических построений, до сих пор принимаются схемы, созданные на основе только общности наружного строения раковины без выявления адаптивной направленности развития и без учета гомеоморфии. Так, П. Рашбеф в сводке *Treatise (Racheboeuf, 2000)* при описании хонетид в составе семейства *Rugosochonetidae Muir-Wood, 1962* принимает подсемейство *Svalbardiinae*, выделенное в свое время Н. Арчболдом (Archbold, 1982), объединяющее роды ругозохонетид с внешне сходной раковиной, лишенной наружной макроскульптуры: *Svalbardia Barkchatova, 1970*; *Capillonia Waterhouse, 1973*; *Chonetinetes Cooper et Grant, 1975*; *Dyros Stehli, 1954*; *Eolissochonetes Hoare, 1960*; *Komiella Barkchatova, 1970*; *Leiochonetes Roberts, 1976*; *Leurosina Cooper et Grant, 1975*; *Lissochonetes Dunbar et Condra, 1932*; *Quadrochonetes Stehli, 1954*; *Sulcataria Cooper et Grant, 1969*; *Tivertonia Archbold, 1973*; *Zhexichonetes Liang, 1982*.

Арчболдом была приведена также филогенетическая схема подсемейства, никак не обоснованная морфогенетически, составленная только на основании хронологической последовательности существования родов с гладкой раковиной. В то же время морфофункциональный анализ и прослеживание исторического морфогенеза всего комплекса признаков наружного и внутреннего строения у данных родов показало, что большинство из них

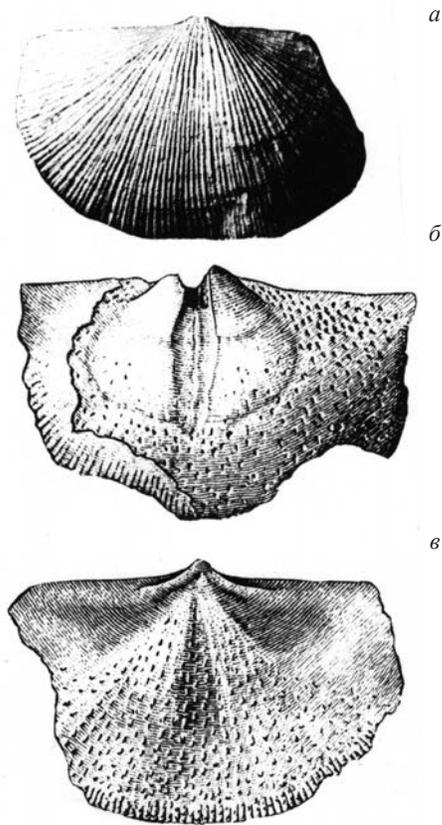


Рис. 8. *Permochonetes pamiricus* Afanasjeva, 1977: *a* – брюшная створка снаружи, *б* – внутреннее строение брюшной створки, *в* – внутреннее строение спинной створки; Юго-Восточный Памир; нижняя пермь, артинский ярус, базардаринская свита (Афанасьева, 1988, рис. 54).

по внутреннему строению раковины составляет единый комплекс с рядом родов со скульптурированной раковиной, представляющих единый ствол развития. Ведущим в эволюции этой группы было развитие морфологических структур, связанных с усилением функции фильтрации, обеспечивающих питание и дыхание животных – лофофора и специализированной мантии. На фоне отмеченной основной тенденции развития изменения наружной скульптуры происходили, по-видимому, коррелятивно. Большинство упомянутых родов наряду с некоторыми родами, обладающими наружной радиальной скульптурой раковины, я отношу к подсемейству *Rugosochonetinae* Muir-Wood, 1962 (Афанасьева, 1988). Представителей этого подсемейства, распространенных от среднего девона до поздней перми, характеризует наличие серповидных брахиальных валиков и развитой срединной септы на внутренней поверхности спинной створки, свидетельствующее о существовании лофофора в виде простого шизолофа. В ходе исторического развития подсемейства наблюдается усиление ряда морфологических структур в связи с интенсификацией его функции. Так прослеживается прогрессивное усиление выраженности брахиальных валиков, свидетельствующее об усилении лофофора и воздымание переднего конца срединной септы спинной створки, что, по-видимому, способствовало разделению питающих потоков и увеличению скорости фильтрации. У некоторых пермских родов по бокам от срединной септы развиваются парные дополнительные септы, что было связано, вероятно, с увеличением размера лофофора за счет появления отогнутых назад дистальных концов шизолофа. Там же, на внутренней поверхности спинной створки у этих брахиопод развиты положительные морфологические структуры в виде гребней и рядов бугорков, которые отражали рельеф специализированной мантии, также принимавшей участие в создании фильтрующих потоков. От более ранних до более поздних родов подсемейства наблюдается усиление выраженности этих образований, что говорит о прогрессивном увеличении роли мантии в процессе фильтрации. На фоне этой тенденции в истории развития подсемейства роды с гладкой и скульптурированной раковиной неоднократно сменяли друг друга без определенной закономерности (Афанасьева, 1988).

Роды *Svalbardia* и *Tivertonia* вообще относятся к другим подсемействам ругозохонетид. Род *Svalbardia* помещен мною в подсемейство *Chalimochonetinae* Afanasjeva, 1988, представители которого характеризуются неотчетливыми брахиальными валиками, короткой срединной септой спинной створки и относительно крупными размерами. И здесь в одну линию развития попадают сходные внешне раннедевонский род *Chalimochonetes* Baranov, 1980 и пермский род *Svalbardia* с гладкой раковиной и связующий их среднекаменноугольный род *Sokolskaja Aisenverg*, 1980 со скульптурированной раковиной. Род *Tivertonia* рассматривается мною в качестве синонима рода *Quinquenella* Waterhouse, 1975, помещенного мною в подсемейство *Undulellinae* Cooper

et Grant, 1975) вследствие наличия на внутренней поверхности спинной створки короткой срединной септы и сильно выраженных брахиальных валликов с отогнутыми назад передними концами, предполагающими развитие удлиненного лофофора соответствующей формы.

Таким образом, предложенное Арчболдом и затем принятое Рашбефом выделение упомянутых гладкораковинных родов в отдельное подсемейство и обозначение их родственных связей без учета независимого внешнего сходства представляются неоправданными.

Во всех случаях как изохронной, так и гетерохронной гомеоморфии появление гомеоморфа не имеет прямого адаптивного объяснения и носит спорадический характер, как бы нарушая морфологическую непрерывность филогенетических рядов, реконструированных на основе прослеживания адаптивной направленности развития морфологических структур, ограничивая применение морфо-биологического подхода в практике филогенетических реконструкций брахиопод (Афанасьева, 2012). В целом с явлением независимого сходства может быть связана неопределенность при решении вопроса о филогенетических связях в линиях развития (Потапова, 2013). В последнее время в филогенетике брахиопод получило распространение их изучение на генотипическом уровне методами молекулярной биологии с целью решения вопросов происхождения и родственных связей таксонов, а также положения типа Brachiopoda в системе многоклеточных животных (Cohen, Gauthrop, 1997; Cohen, 2000; Малахов, 2004 и др.). При этом независимое сходство рассматривается в качестве одной из причин противоречий между морфо-биологическим и молекулярно-биологическим подходом. Несмотря на то, что изучение последовательности нуклеотидов генома изменило понимание генеалогических отношений многих организмов, гомоплазия, т. е процесс независимого приобретения сходства, остается проблемой. Наряду с неполнотой геологической и палеонтологической летописи, неполной сохранностью ископаемого материала и появления какого-либо таксона в ископаемом состоянии позднее его генетического происхождения, этим объясняется в частности расхождение в определении относительного и абсолютного времени дивергенции основных стволов брахиопод по результатам молекулярного анализа с одной стороны и по палеонтологическим данным – с другой. Так, в первом случае определено, что разделение замковых и беззамковых брахиопод произошло в томмотском веке раннего кембрия на 50 млн. лет раньше, чем во втором. Выяснение механизма гомоплазии по мнению специалистов в данной области является существенно важным для понимания генетических соотношений в типе (Cohen, Weidmann, 2005; Bitner, Cohen, 2015). Это согласуется с относительно давно высказанным мнением Р. Клауда (Cloud, 1941), который назвал гомеоморфию одним из наиболее трудных препятствий для освещения генетических отношений организмов. Что же касается самого молекулярно-генетического подхо-

да, претендующего на опровержение всех морфологически обоснованных филогенетических реконструкций, созданных по крайней мере в течение последнего века (Cohen, 2000), я скорее склонна согласиться с Л.П. Татариновым, который в результате сравнительного анализа морфо-биологического, кладистического и молекулярно-генетического методов в филогенетических исследованиях, пришел к выводу, что в отношении многоклеточных животных, в силу усложненности их морфогенеза, надстраивающегося над молекулярно-биохимическими закономерностями, приоритет имеют классификации, основанные на морфологии (Татаринов, 2003).

Механизм образования внешне подобных форм в морфологической эволюции брахиопод, по-видимому, отражает общую возможность схождения признаков в ходе эволюции, связан с морфогенетической общностью организмов, близких в структурном отношении, и носит характер реактивации латентных потенций, заложенных в генотипе. Сходство гомеоморф создается за счет однотипных коррелятивных изменений признаков наружного строения на фоне общих тенденций развития, связанных с совершенствованием функцией фильтрующего аппарата и мускулатуры. Простота и консервативность наружной морфологии брахиопод, обеспеченной сравнительно небольшим числом признаков, делают повторы габитуса у них наиболее вероятными. Теоретическая возможность повторения некоторой суммы признаков и тем скорее, чем она меньше, была обоснована в ходе анализа дискуссии вокруг «закона необратимости эволюции» М.А. Шишкиным (1968). Такая оценка механизма появления гомеоморф позволяет избегать их неоправданного таксономического и филогенетического объединения и проследивать определенные адаптивные тенденции развития в морфологической эволюции брахиопод, несмотря на отсутствие морфологической непрерывности филогенетических рядов (Афанасьева, 1988, 2012).

В заключение необходимо коснуться некоторых терминов, которые иногда употребляются в том же смысле, что и гомеоморфия с целью отграничения данного понятия от понятий близких по значению. Это, прежде всего параллелизм, конвергентное сходство и гомоплазия. Термин параллелизм широко применяется для обозначения независимого сходства родственных организмов, но в его понимании между исследователями нет единства. Этот вопрос детально проанализирован Татариновым (1976), который предложил называть параллелизмом независимо приобретенное сходство только в строении гомологичных органов. Гомеоморфию и параллелизм сближает возможное подобие механизма появления сходства в связи с действием внутри родственных групп единых морфогенетических механизмов (Татаринов, 1976; Воробьева, 1980). В отличие от параллелизма гомеоморфия обозначает сходство не отдельных органов, а общего габитуса в результате однотипных изменений ряда морфологических элементов, гомологизация которых не предусматривается. Требование гомологии от-

личает от гомеоморфии также и такие понятия как «независимая гомология» и «псевдогомология», обозначающие сходство, основанное на параллельных изменениях в гомологичных органах.

Конвергентное сходство обозначает подобие морфоэкологического типа представителей неродственных, далеких в таксономическом отношении групп, таких, например, как брахиоподы и двустворчатые моллюски или брахиоподы с кубковидной раковиной и одиночные кораллы. Этот вид сходства связан с одинаковым образом жизни и имеет прямое адаптивное объяснение.

В качестве синонимов термина гомеоморфия иногда рассматривались такие термины, как «гомоплазия» и «конвергенция» (George, 1962; Rudwick, 1970; Рауп, Стэнли, 1974 и др.). Однако эти термины в отличие от гомеоморфии обозначают не феномен сходства, а процесс независимого приобретения сходства и относятся к другому классификационному подразделению в логической системе понятий. В уже упомянутой последней сводке по брахиоподам *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. N. Brachiopoda revised* (1997–2007) термин гомеоморфия употребляется то как самостоятельный в диагнозах родов теребратулид, упомянутых выше, то в качестве синонима термина гомоплазия при общей характеристике отряда *Terebratulida* (McKinnon, Lee, 2006), что приводит к неточности понимания характерного явления морфологической эволюции типа.

Таким образом, гомеоморфия – близкое внешнее сходство одновременно или разновременно существующих представителей разных таксонов представляет собой характерное явление в морфологической эволюции брахиопод, возникает спорадически за счет однотипных коррелятивных изменений признаков наружного строения раковины на фоне основных адаптивных направлений развития, у организмов близких в структурном отношении на основе их морфогенетической общности. В связи с широким распространением этого явления у брахиопод его необходимо учитывать при разработке системы и филогении группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А.* 1988. Брахиоподы отряда *Chonetida* (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система) // М.: Наука. 124 с. (Тр. ПИН АН СССР, Т. 228).
- Афанасьева Г.А.* 2012. Морфогенетические исследования брахиопод // Известия Российской академии наук. Сер. биол. № 2. С. 175–190.
- Воробьева Э.И.* 1980. Параллелизм и конвергенция в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука. С. 7–28.
- Григорьева А.Д.* 1967. О некоторых брахиоподах казанского яруса // Палеонтол. журн. № 3. С. 62–75.

- Малахов В.В.* 2004. Новые представления о происхождении **Bilateria** (опыт применения эволюционной тетрады). Фундаментальные зоологические исследования // М.-С.-Пб.: КМК. ЗИН РАН. С. 89–113.
- Потапова Е.Г.* 2013. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения). Современные проблемы биологической систематики // С.-Пб.: Наука. С. 53–65 (Тр. ЗИН РАН, Приложение № 2).
- Раун Д., Стэнли С.* 1974. Основы палеонтологии. М.: Мир. 390 с.
- Смирнова Т.Н.* 2004. Нижнеказанский (верхняя пермь) комплекс теребратулид семейства *Beecheriidae* fam. nov. востока Русской платформы // Палеонтол. журн. № 2. С. 50–54.
- Смирнова Т.Н., Мадисон А.А., Есаулова Н.К.* 2004. Новые теребратулиды (брахиоподы) из нижнеказанских отложений (верхняя пермь) востока Русской платформы. Семейство *Dielasmatidae* Schuchert // Палеонтол. журн. № 1. С. 37–42.
- Татаринов Л.П.* 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики // М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П.* 2003. Филогенетические исследования: классический дарвинизм, кластический анализ, молекулярная генетика // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–12.
- Шишкин М.А.* 1968. Необратимость эволюции и факторы морфогенеза // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–10.
- Afanasjeva G.A.* 2008. Morphobiological study of the brachiopods of the order *Chonetida* // *Paleontol. j.* V. 42. No 8. P. 825–829.
- Archbold N.W.* 1982. Classification and evolution of the brachiopod family *Rugosochonetidae* Muir-Wood, 1962 // *Proc. roy. soc. Victoria.* V. 94. No 1. P. 1–9.
- Baker P.G.* 2006. *Zeillerioidea*. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda revised. V. 5. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 2163–2188.
- Bitner M.A., Cohen B.L.* 2015. Congruence and conflict: case studies of morphotaxonomy versus rDNA gene tree phylogeny among articulate brachiopods (Brachiopoda: Rhynchonellophormea), with description of a new genus // *Zool. j. Lin. soc.* V. 173. P. 486–504.
- Brügge N.* 1974. Zur Kenntnis von *Dielasma elongate* (Schlotheim, 1816), einer Leitform (Brachiopoda, Terebratulida) aus dem Werra-Zyklus des germanischen Zechsteins // *Zeitschr. geol. wiss.* V. 2. No 2. S. 185–205.
- Buckman S.S.* 1895. The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. Pt 3. Appendix. Notes on certain Brachiopoda // *Quart. j. geol. soc. London.* V. 51. P. 445–462.
- Buckman S.S.* 1901. Homeomorphy among jurassic Brachiopoda // *L.: Cot. wold nat. field club.* V. 13. P. 231–290.
- Cloud R.E.* 1941. Homeomorphy and a remarkable illustration // *Amer. j. sci.* V. 239. No 12. P. 899–904.
- Cohen B.L.* 2000. Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnean classification (the subphylum *Phoroniformea* nov.) // *Proc. roy. soc. London.* No 267. P. 225–231.
- Cohen B.L., Gauthrop A.B.* 1997. The brachiopod genome. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda revised. V. 1. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 189–211.

- Cohen B.L., Weidmann A.* 2005. Molecular evidence that phoronids are a subtaxon of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan phyla began long before the Early Cambrian // *Organisms, diversity and evolution*. No 5. P. 253–273.
- George T.N.* 1962. The concept of homeomorphy // *Proc. geol. ass.* V. 73. P. 9–64.
- Harper D.A.T.* 2000. Dalmanellidina. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 3. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 782–844.
- Lee D.E., MacKinnon D.I., Smirnova T.N.* 2007. Terebratulidina. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 6. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 2801–2816.
- Lee D.E., Smirnova T.N., Dagys A.S.* 2006. Loboidothyridoidea. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 5. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 2082–2135.
- MacKinnon D.I., Lee D.E.* 2006. Loop morphology and terminology in Terebratulida. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 5. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 1974–1993.
- Muir-Wood H.M.* Mesozoic and Cenozoic Terebratulidina. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda. V. 2. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. Press. 1965. P. 762–857.
- Racheboeuf P.R.* 2000. Chonetidina. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 2. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 362–424.
- Rudwick M.J.S.* 1965. Adaptive homoomorphy in brachiopods *Tetractinella* Bittner and *Cheirothyris* Rollier // *Paläontol. zeitschr.* Bd 39. H. 3/4. S. 134–146.
- Rudwick M.J.S.* 1970. Living and fossil brachiopods. L.: Hutchinson. 199 p.
- Savage N.M., Manceñido M.O., Owen E.F.* 2002. Order Rhynchonellida. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 4. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 1027–1940.
- Stehli F.G.* 1956. Dielasma and its external homeomorph *Beecheria* // *J. paleontol.* V. 30. No 2. P. 299–302.
- Williams A., Harper D.A.T.* 2000. Orthida. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. Brachiopoda revised. V. 3. Lawrence: Geol. soc. amer. Kansas univ. press. P. 714–782.

The problem of similarity of the brachiopod morphological evolution

G.A. Afanasjeva

The phenomenon of close similarity of the representatives of different taxa in some orders of articulate brachiopods, which must be taken into account of taxonomic identifications and phylogenetic reconstructions, is analysed. Possible mechanism of appearance of such forms in connection with morphogenetic unity of the organisms close in structural relations is estimated.

ОНТОГЕНЕЗ, АСТОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ МОРСКИХ ПОСТПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК ОТРЯДА TUBULIPORIDA

Л.А. Вискова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

l_viskova@mail.ru

Рассматриваются основные особенности онтогенеза анцеструлы и зооидов и астогенеза постпалеозойских мшанок отряда Tubuliporida. Выделяются две модификации первичных зооидов колонии – голоанцеструла и артроанцеструла. Обращается внимание на закономерную повторяемость основных черт онтогенеза анцеструлы в онтогенезе зооидов, почкующихся от анцеструлы и друг от друга. Подчеркивается, что постпалеозойские Tubuliporida на протяжении всей своей истории (триас – ныне) сохраняют морфологический тип трубчатых зооидов с терминальными апертурами. Это может свидетельствовать о сходстве анатомического строения зооидов древних и современных Tubuliporida и близости процессов их морфогенеза. В эволюции постпалеозойских Tubuliporida особое место, после выработки двух типов репродукции – половой и вегетативной, приводящих к образованию новых колоний, занимает выработка разных типов их колониальной организации.

ВВЕДЕНИЕ

Взаимосвязь онтогенеза и астогенеза с эволюционными процессами рассматривается на примере морских постпалеозойских мшанок отряда Tubuliporida (= Cyclostomata, part.) класса Stenolaemata (согласно системе Висковой, 1992). Определенный уровень колониальной организации этого отряда сложился, возможно, в начале ордовикского века, и, отличаясь относительной консервативностью, он обеспечил существование его разных групп на протяжении десятков или сотен миллионов лет. В палеозое мшанки Tubuliporida не получили широкого развития (Морозова, Вискова, 1977; Вискова, Морозова, 1988, 1993; Афанасьева и др., 1998). Пережив несколькими родами пермско-триасовый кризис, первую обширную радиа-

цию они испытали в средней юре, но особенно обильными были в морских бассейнах меловой эпохи. После мел-палеогенового кризиса Tubuliporida испытали эволюционный упадок и в рецентных морях эти мшанки продолжают существовать в сокращенном объеме. При этом среди них встречаются виды родов, появившихся в разные века мезозоя. Они представляют богатый материал для всестороннего сравнительного изучения древних и современных мшанок этого отряда, позволяющего расширить понимание особенностей становления и развития, как отдельных колоний, так и разных уровней их колониальной организации.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТАМОРФОЗА ЛИЧИНКИ, ОНТОГЕНЕЗА АНЦЕСТРУЛЫ И ЗООИДОВ

Прежде чем личинка мшанок Tubuliporida превратится в первичный зооид колонии, или анцеструлу, она претерпевает метаморфоз. Работы по изучению морфологических процессов, происходящих в личинках этих мшанок при формировании анцеструлярных зооидов, принадлежат в основном иностранным авторам (Barrois, 1877; Cumings, 1904; Borg, 1926; Nielsen, 1970; Silén, 1977; d'Hondt, 1977, 1979 и др.), к сожалению, в нашей стране они крайне редки (Рейнгардт, 1875; Остроумов, 1886). Обобщение таких исследований можно найти в капитальном труде по мшанкам Г.А. Ключе (1962) и в работе О.М. Ивановой-Казас (1977). Как у всех современных мшанок Stenolaemata, половая репродукция Tubuliporida сопровождается полиэмбрионией: на стадии морулы или гастролы от эмбриона отпочковываются «вторичные» зародыши, от которых, на определенной стадии их развития, отпочковываются «третичные» зародыши. В результате из одного яйца формируются много свободно плавающих грушевидных личинок (до 150). Продолжительность их самостоятельной жизни ограничена (не более 24 часов), поскольку имеют сильно упрощенное строение: у них нет кишечника и грушевидного органа, теменной орган едва намечен. Однако личинки имеют хорошо развитые кутикулу и присосковидный орган, а ресничный пояс занимает почти всю боковую поверхность между обоими полюсами. Изучение современных видов *Crisia* (поздний мел – ныне), *Crisiella* (ныне), *Tubulipora* (мел – ныне), *Berenicea* (триас – ныне) и др. позволило установить основные категории личиночных клеток, участвующих в метаморфозе (Nielsen, 1970; d'Hondt, 1977, 1979). Отметив, что многие из них дегенерируют, Ж.-Л. д'Ондрт (d'Hondt, 1979) выделяет те их категории, которые играют ведущую роль в органогенезе анцеструлы. Так, в прикреплении личинки к субстрату и в формировании цистида анцеструлы участвуют клетки внутреннего мембранного мешка и верхней мантийной складки (паллиальные и супрапаллиальные). Первым формируется базальный диск анцеструлы (рис. 1а). После обызвествления базального диска анцеструлы внутри него образуется полилипидная почка за счет супрапаллиальных клеток и мезенхимы, которая обладает большой созидатель-

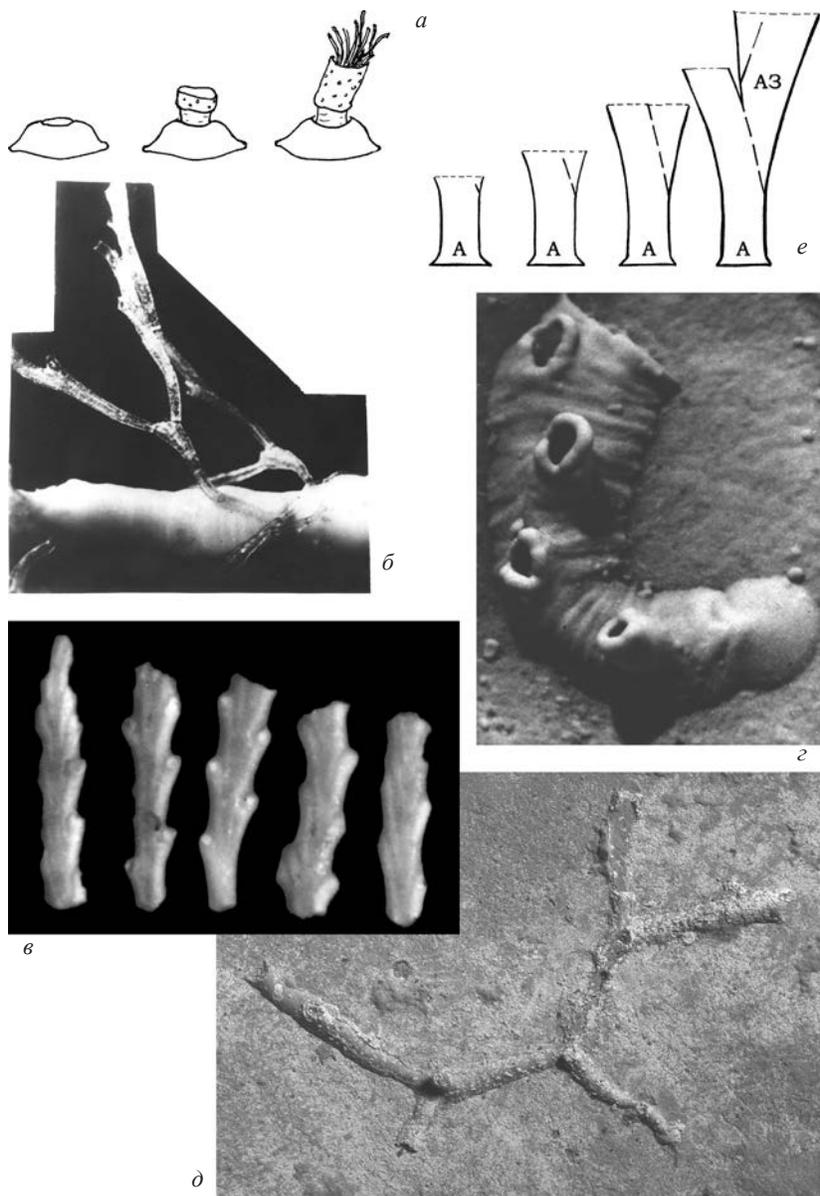


Рис. 1. Начальные стадии роста колоний Tubuliporida: *a* – формирование артроанцеструлы у *Crisia eburnea* (Linné) (по Nielsen, 1970, с изменениями); *б* – *Crisia* sp.; экз. ПИН, № 4146/807; членистая колония с артронцеструлой (x35); Атлантическое побережье Бразилии; совр.; *в* – *Crisia* sp., экз. IGRACС, № 1/248-252, интернодии членистых колоний (x24), Куба, эоцен; *г* – *Tubulipora* sp., экз. ПИН, № 4146/1009, голоанцеструла и три постанцеструлярных зооида (x45), Новая Зеландия, совр.; *д* – *Stomatopora bajocensis* (d'Orbigny, 1850), экз. ПИН, № 5038/18, анцеструла и меняющие размеры последующие автозооеции (x25), Россия, Брянская обл., средний келловей; *е* – схема развития септы в анцеструле (А) и почкования автозооида (А3).

ющей способностью и, кроме того, играет роль фагоцита (d'Hondt, 1977). Д'Ондр подчеркивает, что различные клетки мезенхимы, число которых увеличивается в личинке на поздних стадиях ее развития, переходят прямо в анцеструлу. До этого существовало мнение, что мезенхима анцеструлы развивается из эктодермального зачатка ее полипида (Human, 1959). Затем над верхним отверстием базального диска развивается трубчатый вырост с хитиновым кольцом или без него в основании (рис. 1а). Это – перистом анцеструлы с терминальной апертурой и мембраной. Дифференциация полипидной почки (кишечник, щупальцы, мускулы-ретракторы, мембранный мешок) анцеструлы завершается к моменту обызвествления перистома. Очевидно, следует подчеркнуть, что полное формирование цистида анцеструлы, состоящего из базального диска и перистома, всегда опережает формирование ее полипида.

Все известные анцеструлы древних и рецентных мшанок Tubuliporida имеют две модификации (Вискова, 1992). Первая – это голоанцеструла, состоящая из хорошо обызвествленных базального диска и трубчатого выроста с терминальной апертурой. Она хорошо наблюдается как на современном, так и на ископаемом материале (рис. 1з, д). Вторая модификация – это членистая анцеструла, или артроанцеструла (рис. 1а, б). Она имеет слабую кальцификацию. Трубчатый перистом артроанцеструлы в месте его соединения с базальным диском имеет хитиновое эластичное кольцо. Кроме того, перистом артроанцеструлы может состоять из нескольких трубочек, соединенных между собой такими же кольцевыми хитиновыми связками. Последние у ископаемых мшанок не сохраняются, и артроанцеструла наблюдается только у рецентных видов. От артроанцеструлы формируются гибкие слабо известковые членистые колонии, ветви которых разделены хитиновыми связками на интернодии (рис. 1б, в). Мшанки с такими колониями, принадлежат к подотряду *Crisiina* Johnston, 1838 (=Articulata Busk, 1859) (поздний мел – ныне). От голоанцеструлы формируются колонии, которые отличаются жестким известковым скелетом, а мшанки, характеризующиеся такими колониями, объединяются в подотряде *Tubuliporina* Blainville, 1834 (триас – ныне).

В целом, анализ литературы (Клюге, 1962; Borg, 1926; Silén, 1977 и др.) и имеющегося ископаемого и современного материала показывает закономерную повторяемость основных черт онтогенеза анцеструлы (за исключением базального диска) в онтогенезе зооидов, почкующихся от анцеструлы и друг от друга. Обычно в полости анцеструлы у растущего конца перистома появляется внутренняя известковая стенка (септа). Она растет косо вверх до встречи с терминальной мембраной и отделяет часть полости тела анцеструлы, из которой постепенно формируется новый трубчатый зооид (рис. 1е). Затем подобная септа появляется в полости растущего зооида. Далее этот процесс повторяется. Такой тип почкования был определен как

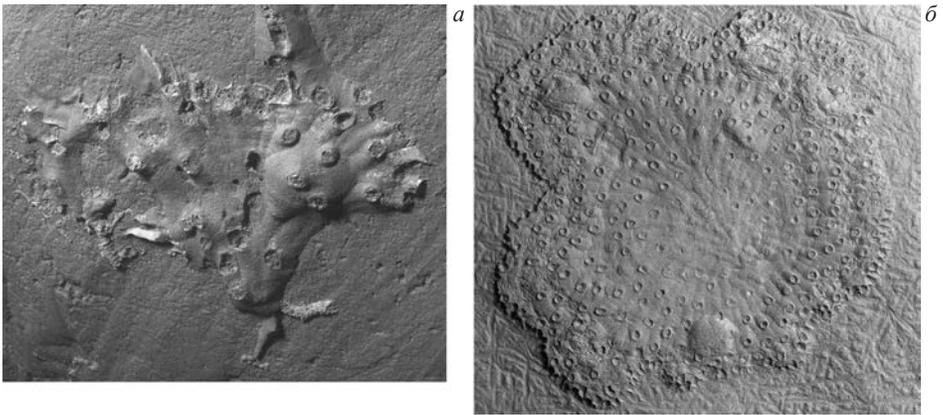


Рис. 2. Инкрустирующие колонии Tubuliporida: *a* – *Oncousocia alexandri* Viskova, 2014; голотип ПИН, № 5038/70, участок колонии с гонозооцием в зоне астогенетического повторения (x14), Россия, Брянская обл., средний келловей; *б* – *Microeciella dyatkovensis* Viskova, 2014, голотип ПИН, № 5038/69, колония с небольшой эксцентричной зоной астогенетического изменения и с гонозооциями в зоне астогенетического повторения (x15), местонахождение и возраст те же.

перистомиальный (Harmelin, 1974, 1979; Silén, 1977). Если в зооидах, расположенных рядом, септы развиваются более или менее одновременно, то формируется так называемая общая зона роста, в которой полости развивающихся цистидов связаны между собой недифференцированной тканью и ограничены общей терминальной мембраной. По мере достижения растущими септами терминальной мембраны эти полости обособливаются, а внутренние стенки-септы переходят в наружные стенки отдельных трубчатых зооидов. В инкрустирующих колониях общая зона роста занимает периферическое положение (рис. 2б, 3а), а в прямых, вертикально растущих – дистальное (рис. 1б). Кроме перистомиального, у рассматриваемых мшанок происходит латеральное почкование от зооидов, а также проксимальное и латеральное – от базального диска ancestrулы (Silén, 1977; Harmelin, 1979; Вискова, 1992). Но в этих случаях оно не связано с терминальной мембраной: известковая септа полностью отделяет от зооида или от базального диска небольшую полость, которая, разрастаясь, превращается в трубчатый зооид.

Обычно у этих ancestrул варьируют размер, форма (цилиндрическая, уплощенная, булавовидная) и положение перистома (он может быть вертикальным, стелющимся, занимать центральное или периферическое положение на диске и отходить от него под разными углами). Варьируют диаметр апертуры и базального диска. Диаметр последнего также может быть значительно больше диаметра перистома или почти равным ему. Определенный интерес может представлять предположение, что у грибовидной

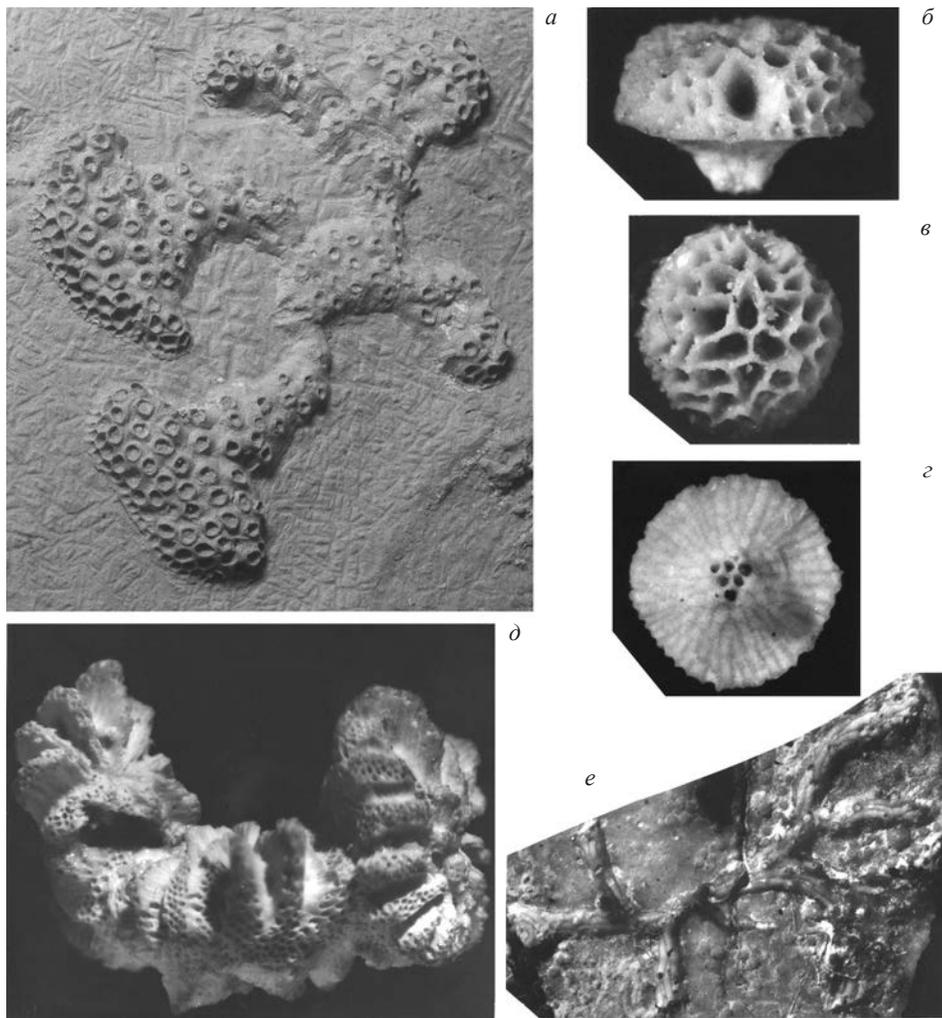


Рис. 3. Разные формы роста Tubuliporida: *a* – *Guzhoviella improvisa* Viskova, 2014; голотип ПИН, № 5038/68; инкрустирующая колония с необычной постанцеструлярной пластиной и ее рамификацией (x14), Россия, Брянская обл., средний келловей; *б–г* – *Discofascigera ternata* Viskova, 2000, голотип ПИН, № 2922/48, общий вид грибовидной колонии: *б* – сбоку, видна дистальная часть гонозооэция без покрова (x36), *в* – сверху, в центре – удлиненные апертуры анцеструлярной триады (x24), *г* – снизу, основание ножки не сохранилось (x24), Беларусь, Гродно, нижний кампан; *д* – *Actinopora complicata* Viskova et Endelman, 1971, голотип ПИН, № 3068/13, дисковидные материнская (в центре) и две дочерние колонии (x7), Казахстан, Мангышлак, даний; *е* – *Diplosolen verus* Viskova, 2005, голотип ПИН, № 2052/707, инкрустирующая колония с би-олигосериальными ветвями по обе стороны от анцеструлярной ветви и с неравномерно развитыми нанозооэциями (x14), Россия, Саратовская обл., нижний маастрихт.

колонии позднемелового вида мшанок Tubuliporida – Discofascigera ternata (Вискова, 2000), была не одиночная голоанцеструла, а анцеструлярная триада или анцеструлярный комплекс, состоявший из трех первичных зооидов (рис. 3б–г). Если это так, то имеется основание полагать, что у некоторых Tubuliporida могла быть и анцеструлярная диада, и, следовательно, у древних их представителей процесс образования первичных зооидов колонии мог иметь и более сложный характер наряду с обычным, описанным выше.

Зооид (зооэций у ископаемых мшанок) – это основная составляющая любой колонии мшанок. Зооиды идентичны генетически и органически связаны между собой, благодаря постоянному физиологическому обмену через систему соединительных пор в их общих внутренних стенках (рис. 4б). Если развит полиморфизм зооидов, то среди них различаются автозооиды (автозооэции), выполняющие основные жизненные функции (питание, размножение, дыхание и т. д.), и разного типа гетерозооиды (гетерозооэции), выполняющие различные защитные функции в широком смысле. Как и автозооиды, они имеют четкое выражение, точно также повторяя себя с большей или меньшей частотой путем почкования и сохраняя обычно свое расположение по отношению к автозооидам. Размеры и форма зооидов заметно варьируют, иногда даже в пределах одной колонии, как, например, у среднекелловейской *Guzhoviella improvisa* (рис. 3а). Стадии онтогенеза зооидов относительно стабильны, но они могут быть переменными, когда образуют разного типа структурные комбинации, например, фасцикли (рис. 3д, 4а, в, ж), или развиваются различного типа гетерозооиды (рис. 3е, 4д, е, и).

Среди гетерозооидов особое место занимают выводковые структуры типа гонозооидов (Вискова, 1981, 1992). Это видоизмененные фертильные зооиды, в которых вторичные и третичные зародыши развиваются в личинки. В онтогенезе гонозооида обращает на себя внимание разрастание мембранного мешка, значительное увеличение объема цистиды и приобретение им пузыревидной формы различных очертаний (рис. 2 а, б, 4ж, з, к). Обычно от остальных зооидов колонии гонозооид отличается формой и большими размерами. Формирование личинок происходит в целоме редуцированного в той или иной степени полипида за счет фолликула, возникающего из клеток, отделяющихся от мембранного мешка (Клюге, 1962). В колониях может быть один или несколько гонозооидов, но в каждом из них развивается только одно яйцо. Однако в целом небольшое число яиц компенсируется, благодаря полиэмбрионии, обилием зародышей.

Очевидно, следует заметить, что у постпалеозойских Tubuliporida половой (доминирующий) тип репродукции сочетается с вегетативным (колониальное почкование), который также приводит к воспроизводству новых колоний. Поскольку вегетативное размножение у колониальных организмов обычно отождествляется с почкованием, представляется необходимым подчеркнуть следующее. Репродукция, половая и вегетативная,

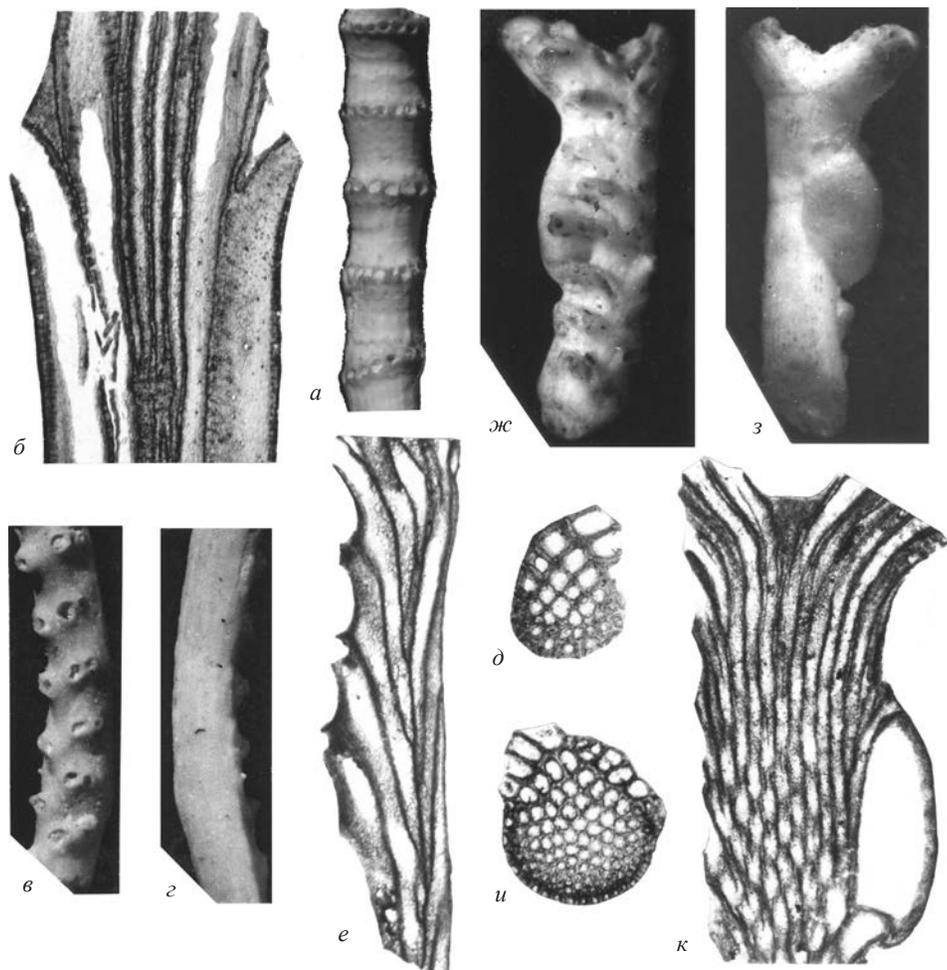


Рис. 4. Прямые колонии Tubuliporida: *a-b* – *Spiropora verticillata* Goldfuss, 1827, экз. ПИН, № 2922/29; *a* – фрагмент ветви с кольцевыми фасциклями (x25), *б* – продольное сечение, видны соединительные поры в стенках (x80), Беларусь, Гродно, нижний кампан; *v-e* – *Idemona oculata* Viskova, 2004, голотип ПИН, № 2922/40: *v* – фрагмент ветви с линейными фасциклями (x24), *z* – то же с дорсальной стороны (x24), *д* – поперечное сечение (x40), *e* – продольное сечение (x40), в сечениях у дорсальной стороны видны криптозооэци; местонахождение и возраст те же; *ж-к* – *Lagonoecia kujulusensis* Viskova, 2004, голотип ПИН, № 3068/174; *ж* – фрагмент ветви с линейными фасциклями и гонозооэцием (x24), *з* – то же с дорсальной стороны (x24), *и* – поперечное сечение, у дорсальной стороны видны стенозооэци (x40), *к* – продольное сечение ветви с гонозооэцием (x40), Казахстан, Мангышлак, эоцен.

имеет своим результатом воспроизводство нового организма, новых колоний мшанок. Последовательно почкующиеся друг от друга зооиды, или их мультипликация, обеспечивают только соматический рост колоний, возникающих как половым, так и вегетативным путем. Вегетативное размножение и рост колоний посредством почкования зооидов – это два разных явления и их отождествление ошибочно (Вискова, 1988, 1992). Под вегетативным размножением понимается образование новых дочерних и внучатых колоний, или субколоний, формирующихся с отрывом или без отрыва от материнской (Клюге, 1962; Marcus, Marcus, 1962). В последнем случае материнская колония становится для них субстратом. Субколонии развиваются от псевдоанцеструл, почкующихся от зооидов материнской колонии. Дальнейшее их развитие происходит обычным образом – почкованием. Одним из многочисленных примеров вегетативной репродукции являются дочерние дисковидные колонии датского вида *Actinopora complicata* (Вискова, Эндельман, 1971) (рис. 3д). У противоположных боковых сторон диска материнской колонии, частично присоединив своей нижней поверхностью к субстрату, сформировались две такие же дисковидные субколонии под прямым углом к ней, но без отрыва. В каждом диске зооэции собраны в выступающие многорядные фасцикли, радиально расходящиеся от его центра. Эти дисковидные колонии характеризуется закрытым типом роста, т. е. определенной законченной и наследственно закрепленной формой. В целом, следует подчеркнуть, что постпалеозойским мшанкам Tubuliporida свойственны два типа репродукции, отраженных в их скелетной морфологии, – половой и вегетативный, приводящих к образованию новых колоний. Оба типа размножения могут сочетаться или замещать друг друга в зависимости от окружающих условий. При этом колониальное почкование не требует тех оптимальных условий среды, которые необходимы при половой репродукции (Вискова, 1988).

ОСОБЕННОСТИ АСТОГЕНЕЗА

Разные способы почкования трубчатых зооидов постпалеозойских мшанок Tubuliporida и их различная пространственная ориентация приводит к образованию колоний открытого и закрытого типа роста, форма которых отличается огромным разнообразием. Это – инкрустирующие уни-би-олиго- и -мультисерийные листовидные, разветвленные или дисковидные и грибовидные колонии, однослойные и многослойные (рис. 1–3), а также прямые вертикально растущие, состоящие из билатеральных, цилиндрических (рис. 4) или уплощенных ветвей и лопастей. Структурное разнообразие колоний вполне отражает основные изменения в онтогенезе зооидов и астогенеза в целом.

Вариабильность онтогенеза зооидов в большей или меньшей степени усложняет астогенез колоний мшанок. В свое время Е.Р. Камингс (Cumings, 1904), рассматривая колонию мшанок как целостный организм, попытал-

ся выделить в ее развитии возрастные стадии, присущие унитарным организмам. Но, учитывая влияние различных факторов среды на морфологию развивающейся колонии, он придавал значение только непиастической стадии, охватывающей период от появления первых почек зооидов от анцеструлы до установления дефинитивного способа их почкования. Сходство признаков на этой стадии, считал Камингс, может определить филогенетическую близость мшанок на уровне выше родового ранга. Однако выделенные им возрастные стадии не нашли применения ни в работах самого автора, ни в последующих трудах специалистов. И дело не только в том, что достаточно сложно в сформировавшейся колонии, и тем более на ее ископаемых фрагментах, установить границы между участками, соответствующим этим стадиям. Ведь колония мшанок, несмотря на то, что она представляет целостный хорошо интегрированный организм, состоит из отдельных зооидов, каждый из которых проходят через все возрастные стадии от юной до зрелой и старой. Но так как они почкуются и взрослеют не одновременно, время прохождения одних и тех же стадий даже у зооидов одной генерации может не совпадать. На любом участке колонии находятся зооиды разных генераций и на разных возрастных стадиях. В связи с этим колония мшанок имеет определенную специфику своего развития. И эта специфика составляется прежде всего из особенностей онтогенеза образующих колонию зооидов.

Поэтому представляется очень удачным предложение Р.С. Бордмана и А.Х. Читэма (Boardman, Cheetham, 1969) различать в полной колонии две зоны роста: зону астогенетического изменения и зону астогенетического повторения. Первая соответствует начальной стадии роста колонии, зооиды этой зоны могут характеризоваться разными размерами, морфологической изменчивостью, степенью структурной сложности, наличием или отсутствием полиморфизма, особенностями почкования (рис. 1б, з, д). Эти изменения могут быть выражены в одном поколении или в нескольких первых генерациях, но в целом зооиды зоны астогенетического изменения составляют незначительный процент от общего числа зооидов всей колонии. С появлением первой генерации зооидов, повторяющих морфологию предыдущего поколения, начинается зона астогенетического повторения (рис. 2б). Зооиды этой зоны отличаются относительным постоянством своей морфологии и способа почкования. Генетические признаки, постепенно проявлявшиеся в зоне астогенетического изменения, обычно получают свое полное развитие в зоне астогенетического повторения (Boardman, Cheetham, 1969; Вискова, 1992). Однако в онтогенезе отдельных зооидов, в их полиморфизме или в астогенезе второй зоны не исключены вариации. Эти отклонения могут быть связаны с влиянием отдельных факторов среды обитания, с возрастной или сезонной изменчивостью и т.п. Безусловно, следует согласиться с Бордманом и Читэмом, что та часть колонии, которая

представлена зоной астогенетического повторения является более пригодной для изучения. Именно в ней отражаются уже сложившиеся особенности почкования и расположения зооидов, их морфология, полиморфизм, уровни структурной, физиологической и функциональной интеграции.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПОСТПАЛЕОЗОЙСКИХ TUBULIPORIDA

Кроме разных аспектов исторического развития этого отряда мшанок, рассмотренных ранее (Вискова, 1992), представляется важным подчеркнуть, что особое место в его эволюции, после выработки двух типов репродукции – половой, с вынашиванием личинок в гонозооиде, и вегетативной, приводящей, как и половой, к образованию новых колоний, занимает выработка разных типов колониальной организации. Очевидно, она шла по двум основным направлениям. В одном из них сохраняется относительно простая колониальная организация мшанок на протяжении всего времени их существования, а в другом происходит ее усложнение. Особенности первой выражаются в том, что колонии формируются в основном из мономорфных зооидов – автозооидов, но с разной степенью структурной сложности, связанной с их моно-бисериальным расположением (рис. 1б, в, д) – Stomatoporidae (триас – ныне), Crisiidae (поздний мел – ныне) и др. или олиго-мультисериальным (рис. 2, 3) – Multisparsidae (юра), Oncousoeciidae (юра – ныне), Entalophoridae (юра – ныне), Tubuliporidae (мел – ныне) и др. с незначительным развитием в этих семействах кенозооидов. В то же время можно заметить, что двухрядное расположение автозооидов в интернодиях Crisiidae, структурно и физиологически соединенных кутикулярными связками в одно колониальное целое, придает им своеобразную сложность: каждый интернодий в определенной степени является функционально обособленной единицей членистой колонии со своими зонами астогенетического изменения и повторения.

Усложнение структуры колоний происходит за счет изменения пространственной ориентации автозооидов на конечных стадиях их онтогенеза. Автозооиды приобретают характерное групповое расположение (фасцикли и пиннулы), которое становится основным принципом организации колонии на протяжении разных, иногда значительных, отрезков геологического времени. Например, однорядные кольцевые или спиральные фасцикли характеризуют прямые ветви мшанок семейства Spigoporidae (юра – эоцен) (рис. 4а, б). Однорядные линейные фасцикли, развитые на фронтально-латеральных сторонах прямых ветвей, свойственны мшанкам Idmoneidae (поздний мел – ныне) (рис. 4в, ж) радиальные фасцикли (однорядные, двухрядные и многорядные), расходящиеся от центра дисковидных колоний, встречаются в семействе Theonoidae (мел – ныне) (рис. 3д). Групповое расположение автозооидов в колониях обычно наиболее четко выражено в зонах астогенетического повторения.

С другой стороны усложнение колониальной организации связано с появлением разного типа гетерозооидов и с особенностями их расположения в колонии. Например, у мшанок семейства Diastoporidae (юра – ныне) развиваются нанозооиды (рис. 3e), одиночные щупальцы которых несут защитную функцию (Harmelin, 1974; Вискова, 1989). У рода *Diplosolen* они формируются сначала только около отдельных автозооидов (в юре), в мелу они встречаются около каждого автозооида либо на отдельных участках колонии (рис. 3e), либо около всех ее автозооидов, а в настоящее время – только рядом с каждым автозооидом (Клюге, 1962; Вискова, 1992, 2005). Кроме того, у большинства мшанок семейства Idmoneidae (юра – ныне), уже усложненных линейными фасциклями, дорсальная сторона прямых ветвей укрепляется различного типа гетерозооидами (Вискова, 2004). Это – фирматозооиды у рода *Idmidronea* (поздний мел – ныне), ангулизооиды – у *Castellia* (палеоцен), дактилетры – у *Erkosonea* (маастрихт – эоцен), нематозооиды – у *Heterocrisina* (поздний мел – палеоцен), тергозооиды – у *Pleuronea* (палеоцен – ?ныне), криптозооиды (рис. 4b–e) – у *Idemona* (кампан) и стенозооиды, многослойные – у *Crisina* (поздний мел – палеоцен) и однослойные (рис. 4ж–к) – у *Lagonoesia* (маастрихт – эоцен).

Очевидно, следует добавить, что рассмотренный выше характер расположения автозооидов в колониях отражает их трофическое структурирование, которое также выдерживается в течение длительного геологического времени. В этом отношении большой интерес представляют данные о коррелятивных связях между скелетными элементами зооида и различными параметрами лофофора (Farmer, 1977; Winston, 1977; Mc Kinney, 1990; Shunatova, Ostrovsky, 2001, 1002). В эволюции постпалеозойских мшанок класса *Stenolaemata* (триас – ныне) строение трубчатого перистоста регулирует положение лофофора, который не до конца вытягивается над поверхностью колонии. Небольшие вариации диаметра, высоты и наклона перистоста, отмечающиеся в разных группах рассматриваемых мшанок, могут свидетельствовать о незначительных изменениях величины их лофофора. При этом равноудаленное расположение апертур в колонии свидетельствует об индивидуальной деятельности автозооидов, а различные их группировки (например, разного типа фасцикли и пиннулы) – о коллективной. Таким образом, определенная бедность индивидуальных поведенческих реакций у одних из этих мшанок в значительной степени компенсируется групповой активностью автозооидов у других. Кроме того, можно отметить также доминирующее развитие до самого конца мезозоя прямых, поднимающихся над субстратом колоний (Вискова, 1992; Афанасьева и др., 1998). У мшанок с вертикально растущими колониями повышается активность питания за счет увеличения площади их поверхности и улучшения условий облова (Mc Kinney, 1993 и др.).

Однако при всем многообразии морфофизиологических и морфофункциональных изменений в структуре колоний постпалеозойских мшанок Tubuliporida у них сохраняется по настоящее время морфологический тип трубчатых зооидов с терминальными апертурами и с простыми известковыми стенками, общими внутренними, пронизанными соединительными порами, и наружными – с псевдопорами. Это может свидетельствовать о сходстве анатомического строения зооидов мезозойских и современных Tubuliporida, а также о близости процессов морфогенеза их личинок, онтогенеза анцеструлы и зооидов и астогенеза в целом.

Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность И.О. Ренга и А.В. Гужову за помощь в подготовке иллюстраций к настоящей статье.

Работа проведена при поддержке РФФИ, грант № 13-05-004-59.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А., Вискова Л.А., Морозова И.П., Невеская Л.А.* 1998. Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // Сб. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 3. М.: ПИН РАН. С. 30–37.
- Вискова Л.А.* 1981. Выводковые камеры у современных и ископаемых морских мшанок // Палеонтол. журн. № 4. С. 35–52.
- Вискова Л.А.* 1988. Репродуктивная биология и экология древних и современных мшанок // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. Т. 63. Вып. 6. С. 57–68.
- Вискова Л.А.* 1989. Морфология и колониальная организация рода *Diplosolen Canu*, 1918 // Палеонтол. журн. № 2. С. 22–26.
- Вискова Л.А.* 1992. Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250).
- Вискова Л.А.* 2000. Новые находки поздне меловых стенолемных мшанок с закрытым типом роста // Палеонтол. журн. № 6. С. 26–31.
- Вискова Л.А.* 2004. Идмонеиформные Tubuliporina (мшанки *Stenolaemata*): особенности морфологии, вопросы систематики, новые таксоны // Палеонтол. журн. № 1. С. 43–55.
- Вискова Л.А.* 2005. Новые мшанки из верхнего мела Среднего Поволжья (Россия) // Палеонтол. журн. № 4. С. 56–62.
- Вискова Л.А., Морозова И.П.* 1988. К ревизии системы высших таксонов типа Bryozoa // Палеонтол. журн. № 1. С. 10–21.
- Вискова Л.А., Морозова И.П.* 1993. Эволюционные преобразования морских мшанок и кризисные ситуации фанерозоя // Палеонтол. журн. № 3. С. 49–56.
- Вискова Л.А., Эндельман Л.Г.* 1971. Некоторые новые данные о мшанках из пограничных отложений мела-палеогена Мангышлака // Биостратиграфия мезозойских и палеозойских отложений нефтегазоносных областей Средней Азии, Западной

Сибири и Русской платформы / Ин-т геологии и разраб. горючих ископаемых АН СССР. М. С. 134–141.

- Иванова-Казас О.М.* 1977. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука. 312 с.
- Клюге Г.А.* 1962. Мшанки северных морей СССР. М.-Л.: изд-во АН СССР. 584 с.
- Морозова И.П., Вискова Л.А.* 1977. **Историческое развитие морских мшанок Ectoprocta** // Палеонтол. журн. № 4. С. 3–20.
- Рейнгардт В.* 1875. Несколько сообщений из истории развития мшанок. Харьков. 39 с. (Тр. об-ва испытателей природы при имп. Харьк. ун-те; т. 9).
- Barrois J.* 1877. Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille. 305 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.
- Borg F.* 1926. Studies on recent cyclostomatous Bryozoa // Zool. bidr. Uppsala. Bd 10. S. 182–507.
- Cumings E.R.* 1904. Development of some Paleozoic Bryozoa // Amer. j. sci. Ser. 4. V. 17. № 97. P. 49–78.
- Farmer J.* 1977. Morphological and behavioral adaptations for efficient feeding in some species of Cyclostomata // In: 4 intern. conf. intern. bryozool. assoc. Woods Hole, Massachusetts. P. 21–22.
- Harmelin J.-G.* 1974. Les bryozoaires cyclostomes de Méditerranées. Ecologie et systématique: Thèse. Mareselle. P. 296–365.
- Harmelin J.-G.* 1979. On some stomatorporiform species (Bryozoa Cyclostomata) from the Bathial zone of the North-Eastern Atlantic Ocean // Advances in bryozoology. L. etc.: Acad. press. Spec. vol. 13. P. 403–430.
- Hondt J.-L. d'.* 1977. Structure larvaire et histogenèse postlarvaire chez *Crisia denticulate* (Lamarck) (Bryozoa, Cyclostomata, Articulata) // Zool. ser. V. 6. № 1. P. 55–60.
- Hondt J.-L. d'.* 1979. Ultrastructural characteristics of the various larval cell categories of the gymnolaematous Bryozoa // Advances in bryozoology. L. etc.: Acad. press. Spec. vol. 13. P. 47–58.
- Hyman J.H.* 1959. The Lophophorate coelomates phylum Ectoprocta. N.-Y.: McGraw-Hill. 515 p. (The Invertebrates; v. 5).
- Mc Kinney F.K.* 1990. Feeding and associated colonial morphology in marine bryozoans // Aquatic sci. V. 2. № 2. P. 255–280.
- Mc Kinney F.K.* 1993. A faster-paced world?: contrasts in biovolume and life-process rates in cyclostome (class Stenolaemata) and cheilostome (class Cheilostomata) bryozoans // Paleobiology. V. 19. № 3. P. 335–351.
- Nielsen C.* 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans // Ophelia. V. 7. P. 217–256.
- Ostroumoff A.* 1886. Contributions à l'étude zoologique des Bryozoaires du golfe Sebastopol // Arch. Saleves biol. V. 11. P. 184–190, 329–355.

- Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* Individual autozooidal behaviour and feeding in marine bryozoans // *Sarsia*. V. 86. P. 113–142.
- Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* 2001. Group autozooidal behavior and chimneys in marine bryozoans // *Marine biol.* 2002. V.140. № 3. P. 503–518.
- Silén L.* 1977. Structure of adnate colony portion in Crisiidae (Bryozoa? Cyclostomata) // *Acat zool.* V. 58. P. 227–244.
- Winston J.F.* 1977. Relationships between behavior and morphology in marine ectoprocts / 4 intern. conf. intern. bryozool. assoc. Woods Hole, Massachusetts. P. 21–22.

Ontogenesis, astogeny and evolution of the marine post-Paleozoic bryozoans of the order Tubuliporida

L.A. Viskova

Principal features of ontogenesis, astogeny and evolution of the marine post-Paleozoic bryozoans of the order Tubuliporida are considered. Two modifications of the initial colony zooid – holoancestrula and arthroancestrula are distinguished. It is pay attention to the regular repetition of the principal lines of the ontogenesis of ancestrula in the ontogenesis of zooids budding from the ancestrula and from each of other. It is underline that post-Paleozoic Tubuliporida keeps the morphological type of the tubular zooids with terminal apertures during all their history (Triassic – Recent). It can testify about resemblance of the anatomical zooid structure of the ancient and recent Tubuliporida and the nearness of the processes of their morphogenesis. In the evolution of the post-Paleozoic bryozoans after the elaboration of two types of the reproduction – sexual and vegetative, which lead to the formation of the new colonies, a special place engages the elaboration of their colonial organization.

УДК 564.53:551.73

НОРМА И ВАРИАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ СЕМЕЙСТВА MARATHONITIDAE

Т.Б. Леонова

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

Проанализированы особенности онто- и филогенеза представителей позднепалеозойского семейства аммоноидей Marathonitidae. В индивидуальном развитии представителей отдельных таксонов выявлены вариации основных морфологических характеристик: формы раковины и лопастных линий. Установлены пределы вариабельности для различных признаков. Отклонения от нормы могут рассматриваться как один из путей образования новых групп различного таксономического ранга.

Выбор аммоноидей семейства Marathonitidae Ruzhencev, 1938 в качестве модельного объекта для изучения особенностей морфогенеза обусловлен следующими причинами. Маратонитиды представляют собой достаточно массовый материал, они были широко распространены в позднекаменноугольных и, особенно, в пермских бассейнах тетической, уральской и североамериканской биогеографических областей. В систематическом и морфологическом плане это достаточно компактная группа форм, представленная всего девятью родами с характерным набором признаков: пахиконовой инволютной раковинной с узким или закрытым умбиликом; скульптурой из тонких ламелл, образующих неглубокий синус на вентральной стороне. Лопастная линия состоит из 20–22 лопастей, которые образуются путем трехчленного деления наружной и внутренней боковых и умбиликальной лопастей. Ветви вентральной лопасти у большинства форм двузубчатые; наружные и внутренние боковые лопасти, как правило, дву- или трехзубчатые в основании. Исследуя столь ограниченный набор признаков, достаточно легко проследить характер и степень их отклонения от нормы на разных этапах морфогенеза.

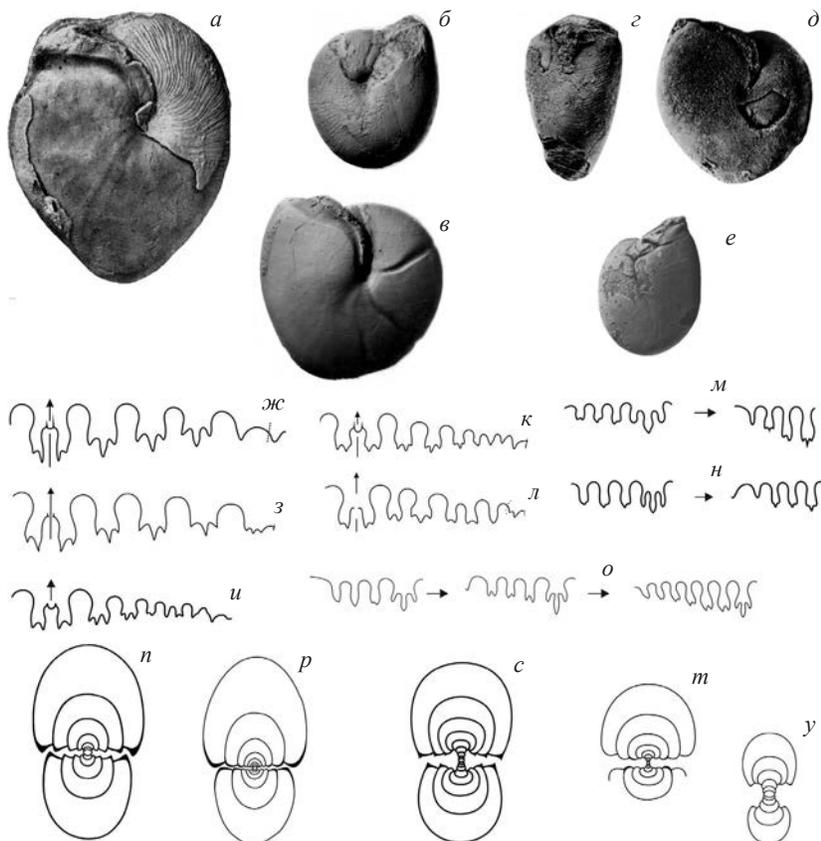


Рис. 1. Характерные морфологические особенности циклолобин: искажение поформы последнего оборота (*a* – *Cardiella gracila*, *б* – *C. pamirica*, *в* – *C. shyndensis*, *г* – *C. martodjoji*, *д* – *Hyattoceras heinitzi*); зубчатость оснований боковых лопастей (*жс* – *Almites*, *з* – *Cardiella*, *u* – *Pamiroropanoceras*, *к* – *Ropanoceras*, *л* – *Prostacheoceras*); филогенез дорсальной лопасти у *Kargalitiinae* (*м* – *Subkargalites* → *Kargalites*), у *Marathonitinae* (*н* – *Marathonites* → *Almites*) и *Vidrioceratidae* (*о* – *Vidrioceras* → *Prostacheoceras* → *Stacheoceras*); утолщение раковинного слоя в умбиликальной зоне (*п* – *Cardiella*, *р* – *Hyattoceras*, *с* – *Tabantalites*, *т* – *Martoceras*, *у* – *Biarmiceras*).

По нашим представлениям (Leonova, 2002), *Marathonitidae* (надсем. *Marathonitoidea*) входят в состав подотряда *Cyclolobina*. Кроме этого монотипного надсемейства подотряд включает еще три надсемейства *Shumarditoidea*, *Cycloloboidea* и *Ropanoceratoidea*. Все эти группы объединяют особые морфологические черты, которые проявлялись в каждом из надсемейств на той или иной стадии развития, в различных сочетаниях. В данном исследовании следует выделить такие признаки как искажение формы раковины при достижении взрослых стадий (*Marathonitoidea* – *Cardiella*, *Cycloloboidea* – *Hyattoceras*) (рис. 1, *a–e*); характер рассечения оснований боковых лопастей у *Marathonitoidea*, *Cycloloboidea* (семейства *Vidrioceratidae*, *Neostacheoceratidae*) и *Ropanoceratoidea* (рис. 1, *жс–л*) и обра-

зование утолщения раковинного слоя вокруг умбилика у всех *Marathonitoidea* и многих *Cycloloboidea* (*Tabantalites*, *Huattoceras*) и *Popanoceratoidea* (*Biar-miceras*) (рис. 1, *n-y*). На родство маратонитид и видриоцератид (*Cycloloboidea*) также указывает сходный морфогенез дорсальной лопасти: у первых (каменноугольных) представителей того и другого семейства эта лопасть широкая, трехраздельная. У более молодых членов этих рядов она достаточно быстро становится узкой, трехзубчатой (рис. 1, *m-o*). У видриоцератид этот процесс происходит медленнее, чем у маратонитид. Указанные особенности характеризуют представителей только этих надсемейств и практически не известны в других группах. Кроме этого, представителей всех четырех надсемейств объединяет исключительно поперечная скульптура. По-видимому, здесь мы имеем дело с латентными потенциями, лежащими в основе параллелизмов, характерных для групп, связанных родственными отношениями.

Филогенез семейства *Marathonitidae* представлен на схеме (рис. 2). Древнейший из маратонитид, род *Subkargalites*, известен из верхнего карбона США (Оклахома, Канзас, Техас), Урала и Карачатыра (Узбекистан). Вскоре после его появления определились две основные ветви, которые нами, вслед за В.Е. Руженцевым (1960), принимаются как подсемейства *Kargalitinae* и *Marathonitinae*. Развитие в них шло параллельно, изменялись следующие характеристики: уменьшалась ширина раковины, широкая трехраздельная дорсальная лопасть превращалась в узкую трехзубчатую (рис. 1, *m, n*; рис. 2).

В ветви каргалитин этот процесс привел в самом начале перми к образованию рода *Kargalites*. Развитие в этой филолинии шло очень медленно. В течение четырех веков (ассельского-кунгурского, т. е. 23 млн. лет) существовал единственный род *Kargalites* (рис. 2) с небольшим числом видов (8). От предкового рода он отличался меньшей шириной и большей инволютностью раковины, в лопастной линии прогрессивные изменения выразились в значительном сужении дорсальной и вентральной лопастей, при этом общее число элементов лопастной линии оставалось неизменным.

Род *Marathonites*, исходный для подсемейства *Marathonitinae*, отделился от *Subkargalites* в конце карбона (гжельский ярус). В основании его первой наружной боковой лопасти появилось три зубца вместо двух. Этот признак сохранился в течение всего времени существования подсемейства. Таким образом, изменчивость характера зубчатости, свойственная каргалитинам, привела к возникновению новой родственной группы. На границе карбона и перми произошла следующая дивергенция внутри ветви маратонитин, обозначились два направления: *Marathonites* → *Almites* и *Marathonites* → *Cardiella*.

В первом ряду, как и у каргалитин, сужались дорсальная и вентральная лопасти. Быстрое сужение последней привело в самом конце карбона к обособлению рода *Almites*, очень слабо эволюционировавшего в течение почти всей ранней перми (ассельского – начала артинского веков, т. е. 14 млн. лет). Во второй половине артинского века произошла очередная ди-

кас.	гжель	ассель	сакмара	арти	кунгур	роуд
------	-------	--------	---------	------	--------	------

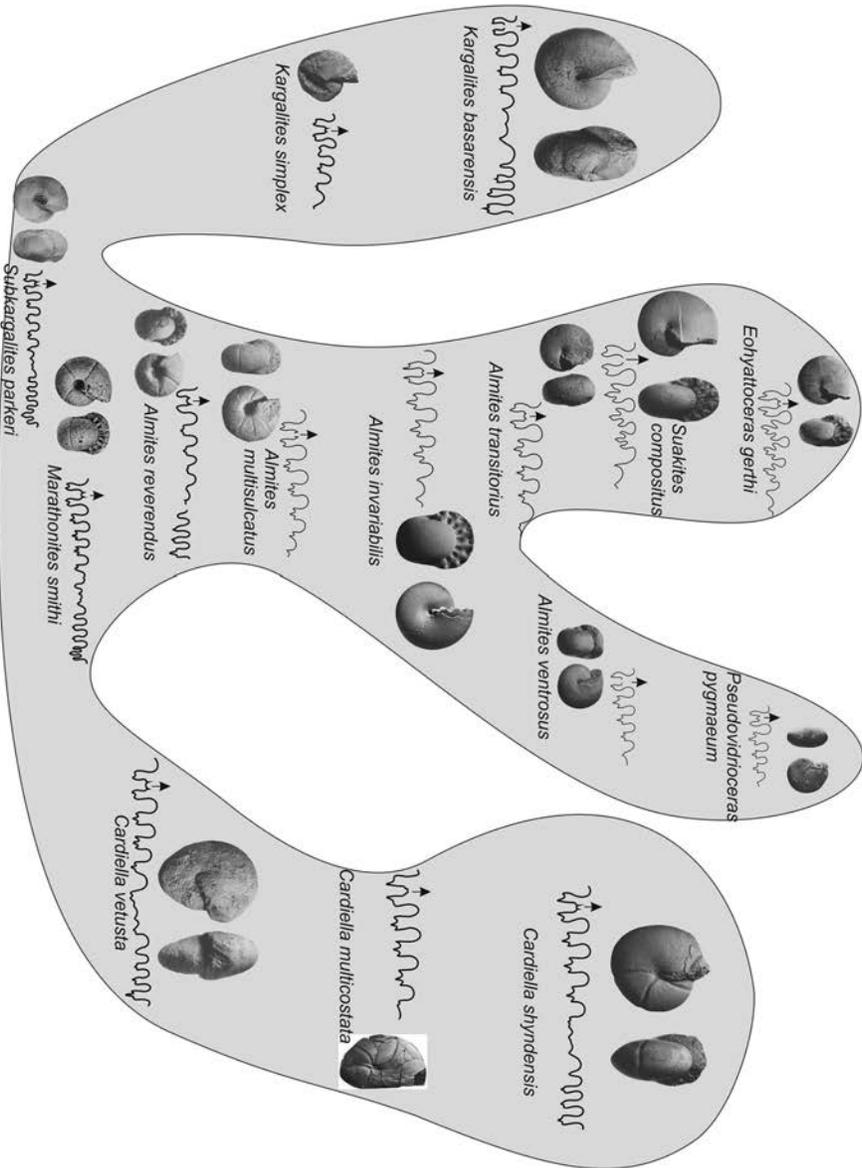


Рис. 2. Филлогенетическая схема семейства Mataphoniidae.

вергенция, и *Almites* дал начало двум противоположно развивающимся линиям. Ортогенетическая линия представлена рядом: *Almites* → *Suakites* → *Eohyattoceras* (рис. 2). Особое значение имеет появление дополнительной зубурности боковых лопастей у *Almites transitorius*, обнаруженного в артинских отложениях Дарваза. Это тот редкий случай, когда удалось найти

реальную переходную форму с зачатками нового признака. У следующего члена ряда, *Suakites compositus*, сложно рассеченные основания боковых лопастей уже приобрели статус постоянного признака, нормы. Вероятно, эти особенности получили дальнейшее развитие у роудского *Eohyattoceras*, который по степени рассечения лопастной линии был самым сложным из маратонитид. К сожалению, пока нет данных по онтогенезу этого рода, и отнесение *Eohyattoceras* к маратонитидам в достаточной мере условно.

Регрессивная линия представлена рядом *Almites* → *Pseudovidrioceras* (рис. 2). У некоторых кунгурских видов *Almites* (*A. pavlovi*, *A. ventrosus*) наблюдаются регрессивные признаки: вентральная лопасть стала весьма узкой, особенно ее ветви, двузубчатость в их основании появляется только на поздних стадиях онтогенеза. Это направление развития (педоморфоз) привело к обособлению рода *Pseudovidrioceras*, полностью утратившего двузубчатость ветвей вентральной лопасти. Находки этой деградирующей формы достаточно редки, хотя в целом *Pseudovidrioceras* просуществовал достаточно долго, с кунгура до ворда.

Второе направление в развитии маратонитин представлено длительно существовавшим (ассельский-кунгурский века, 23–24 млн. лет) родом *Cardiella* и связанным с ним родом *Aksuites*. *Cardiella*, по-видимому, отделилась от *Marathonites* в самом конце карбона. У нового рода вентральная лопасть осталась широкой, а дорсальная лопасть значительно сузилась. У кардиэлл особенно резко выражено утолщение раковинного слоя в области умбиликального края, в ряде случаев оно полностью закрывает умбилик (Леонова, Бойко, 2000). В ходе эволюции происходило искажение правильно-спиральной формы раковины в терминальной стадии, в результате чего последняя стала сначала овальной, а у более поздних представителей рода – сердцевидной, неправильно-треугольной, миндалевидной (Павлов, 1967; Богословская, 1978; Леонова, 1981; Glenister, Furnish, 1987). Аналогичную форму последнего оборота можно наблюдать у среднепермского рода *Huattoceras* (надсем. *Cycloloboidea*). Для *Cardiella* характерно усложнение скульптуры (изгиба поперечных ламелл) и расширение ветвей вентральной лопасти. У поздних кардиэлл (*C. shyndensis*) можно наблюдать отдельные случаи усложнения края перегородки за счет появления дополнительных зубчиков на основных зубцах наружных лопастей (Леонова, 1978, 1981). Памирский эндемик *Aksuites*, по-видимому, произошел от *Cardiella*, эти два рода очень близки по особенностям лопастной линии, но *Aksuites* отличается правильной формой раковины. Оба рода вымерли в конце ранней перми, не оставив потомков. По-видимому, поздние (кунгурские) кардиэллы могут служить примером «старческого многообразия» (Шишкин, 2015), поскольку все эти абберрации не привели к возникновению новых форм.

В целом в истории маратонитид может быть выделено два этапа. Первый из них характеризуется очень медленным, практически без повыше-

ния организации, развитием немногочисленных родов, сопровождавшимся широким географическим распространением в течение гжельского – начала артинского веков (около 20 млн. лет). Второй этап – это вспышка формообразования в отдельных регионах во второй половине артинского – кунгурском веке (около 10 млн. лет), приведшая к появлению, с одной стороны, форм с более сложной морфологией, а с другой – примитивных, утративших прогрессивные признаки.

Основные направления развития семейства прослеживаются очень четко:

- Сужение умбилика, увеличение инволютности раковины.
- Сужение оборота, уменьшение ширины раковины.
- Сужение дорсальной лопасти.
- Увеличение рассеченности оснований боковых лопастей.
- На завершающей стадии – возвращение примитивных черт: уменьшение размеров раковины, увеличение ширины оборота, упрощение лопастной линии, вплоть до исчезновения зубцов (*Pseudovidrioceras*). Для каргалитин деградирующие формы неизвестны.

Внутри семейства некоторые из морфологических признаков сохраняют удивительную стабильность, другие же, наоборот, очень изменчивы. При этих общих условиях морфогенез различных таксонов проходил неодинаково. Один из наиболее стабильных признаков – скульптура. Для всех маратонитид характерна поперечная скульптура в виде тонких ламелл. Ламеллы либо прямо проходят через боковые и вентральную стороны, либо образуют изгиб вперед на боковой стороне и неглубокий синус на вентральной. Изогнутые ламеллы наблюдаются у наиболее продвинутых форм (*Cardiella*).

Второй стабильный признак – хорошо выраженное утолщение раковинного слоя в умбиликальной зоне – постоянно прослеживается у всех представителей семейства. Как уже отмечалось, этот признак эпизодически наблюдается в нескольких группах подотряда циклолобин. По-видимому, он появился где-то на очень ранних стадиях развития, либо в предковом таксоне.

Наиболее подвержены изменчивости у маратонитид форма раковины – соотношения высоты (В/Д) и ширины оборота (Ш/Д) и диаметра, а также диаметра умбилика и диаметра раковины (Ду/Д). Кроме этого, для некоторых характерно появление «сердцевидности» раковины – по-видимому, первоначальная абберрация, которая превратилась в устойчивый родовой признак и проявилась в нескольких отдаленно родственных группах (*Cardiella*, *Hyattoceras*). В составе рода *Cardiella* в настоящее время насчитывается более десятка видов из ассельско-кунгурских отложений Памира, Тимора, Крыма, Урала и Невады. Для всех них характерна «неправильная форма» последнего оборота. Следует отметить, что искажение формы раковины является крайне редким явлением в эволюции палеозойских аммоноидей, оно отмечалось всего лишь три-четыре раза в карбоне и перми, т. е. более

чем за 100 млн. лет. Настоящие гетероморфы появились только в мезозое.

Измерения основных параметров раковины различных видов, проведенные на взрослых экземплярах диаметром 20–30 мм, показывают следующие пределы вариабельности (таблица 1).

Кроме этого, значительную изменчивость демонстрирует и лопастная линия. При стабильном общем числе лопастей почти у всех маратонитид проявляется высокая вариабельность зазубренности наружных боковых лопастей. По-видимому, эта особенность морфогенеза была генетически запрограммирована. Обособление маратонитин как самостоятельной ветви связано именно с этой способностью. Например, у каргалитес бывают и двух-, и трех-, и четырехзубчатые первые боковые лопасти. Чем моложе в геологическом смысле вид, тем сильнее проявляется эта изменчивость. Как уже указывалось, в ходе филогенеза наблюдается постепенное усиление зазубренности наружных боковых лопастей. Но в некоторых ветвях те же процессы, но со знаком минус, привели к полной редукции зубцов (*Pseudovidrioceras*). По изменчивости параметров вентральной лопасти составлена таблица 2. Сравнивались соотношения ширины и глубины этой лопасти (Швл/Гвл), а также высоты медиального седла и глубины вентральной лопасти (Вмс/Гвл).

Таблицы 1 и 2 составлены по материалам работ: Богословская, 1978; Леонова, 1981, 1982; Леонова, Дмитриев, 1989; Левен и др., 1992; Павлов,

Таблица 1. Относительные размеры основных параметров раковины маратонитид

Вид	В/Д	% изм.	Ш/Д	% изм.	Ду/Д	% изм.
<i>Subkargalites neoparkeri</i>	0.42-0.44	2%	0.72-0.81	9%	0.19-0.23	4%
<i>Marathonites uralensis</i>	0.49-0.53	4%	0.68-0.76	8%	0.12-0.15	3%
<i>Kargalites typicus</i>	0.54-0.55	1%	0.62-0.67	5%	0.05-0.07	2%
<i>K. basarensis</i>	0.55-0.60	5%	0.60	-	0.07	-
<i>Almites invariabilis</i>	0.53-0.54	1%	0.67-0.73	6%	0.05-0.06	1%
<i>A. pavlovi</i>	0.57-0.61	4%	0.57-0.64	7%	закрытое	
<i>A. multicostatus</i>	0.49-0.50	1%	0.56-0.59	3%	0.17-0.18	1%
<i>A. transitorius</i>	0.58		0.61		закрытое	
<i>Suakites compositus</i>	0.54-0.58	4%	0.53		закрытое	
<i>Cardiella shyndensis</i>	0.41-0.58	17%	0.43-0.57	14%	закрытое	
<i>C. parva</i>	0.43-0.48	5%	0.43-0.54	11%	закрытое	
<i>C. gracia</i>	0.55-0.61	6%	0.44-0.54	10%	закрытое	
<i>C. pamirica</i>	0.59-0.60	1%	0.57		закрытое	
<i>C. vetusta</i>	0.55-0.58	3%	0.53-0.69	16%	закрытое	
<i>Pseudovidrioceras pygmaeum</i>	0.53-0.54	1%	0.48-0.63	15%	0.06-0.07	1%

(В-высота оборота, Ш – ширина оборота, Д – диаметр раковины, Ду-диаметр умбилика, % изм. – степень изменчивости в процентах).

Таблица 2. Относительные размеры основных параметров лопастной линии маратонитид

Вид	Швл/Ввл	% изм.	Вмс/Ввл	% изм.	Число зубцов лопасти	
					I бок.	умбиликал.
<i>Subkargalites neoparkeri</i>	1.12		0.76		2	1
<i>Marathonites uralensis</i>	0.92-1.11	19%	0.62-0.69	7%	3	1-2
<i>Kargalites typicus</i>	0.82-0.95	13%	0.48-0.60	12%	2-4	2
<i>K. basarensis</i>	0.72-0.76	4%	0.54-0.63	9%	2-4	1-2
<i>Almites invariabilis</i>	0.68-0.72	4%	0.54-0.60	6%	3	1
<i>A. pavlovi</i>	0.78		0.47		3	2
<i>A. multicostatus</i>	1.01		0.65		3	2
<i>A. transitorius</i>	0.82		0.46		3	2
<i>Suakites compositus</i>	0.60-0.85	25%	0.51-0.64	13%	3	1
<i>Cardiella shyndensis</i>	0.84-0.94	10%	0.51-0.62	11%	3	3 - 2
<i>C. parva</i>	0.75		0.55		3	2
<i>C. gracia</i>	1.08-1.16	8%	0.67-0.77	10%	3	2-4
<i>C. pamirica</i>	0.60-1.0	40%	0.50-0.71	21%	3	2-3
<i>C. vetusta</i>	1.01-1.08	7%	0.62-0.65	3%	3	2
<i>Pseudovidrioceras pygmaeum</i>	0.80-0.90	10%	0.46-0.56	10%	3	1

(Швл – ширина вентральной лопасти, Ввл – высота вентральной лопасти, Вмс – высота медиального седла, % изм. – степень изменчивости в процентах)

1967; Руженцев, 1950, 1956; Miller, Furnish, 1940; Plummer, Scott, 1937; Furnish et al., 2009.

Кроме этого, проводились наблюдения и на внутренней части лопастной линии. Результаты следующие: число зубцов в основании внутренних боковых лопастей (первая-вторая-третья) – *Subkargalites neoparkeri*: 2-3-2 (при этом дорсальная – широкая); *Marathonites uralensis*: 2-3-1 (при этом дорсальная – широкая); *Kargalites*: 2-3-1; *Almites multicostatus*: 2-3-2; *Cardiella vetusta* 2-3-1; *Cardiella shyndensis* 3-3-3; *Suakites* 2-3-2. Многочисленные исследования, проведенные на разных группах аммоноидей, показали, что внутренний отрезок лопастной линии является наиболее консервативным, минимально подверженным изменениям. Маратонитиды не являются исключением. Мы видим, что зубчатость внутренних боковых лопастей остается почти постоянной на протяжении всей истории развития семейства. У наиболее древнего и примитивного *Subkargalites neoparkeri* и наиболее продвинутого из достоверных маратонитид *Suakites compositus* формула зубчатости внутренних боковых лопастей одинакова: 2-3-2. Наибольшие отличия наблюдаются у *Cardiella shyndensis*: 3-3-3, следует отметить, что и другие признаки этого вида подвержены максимальной изменчивости. У ряда представителей этого вида наблюдалась асимметричная лопаст-

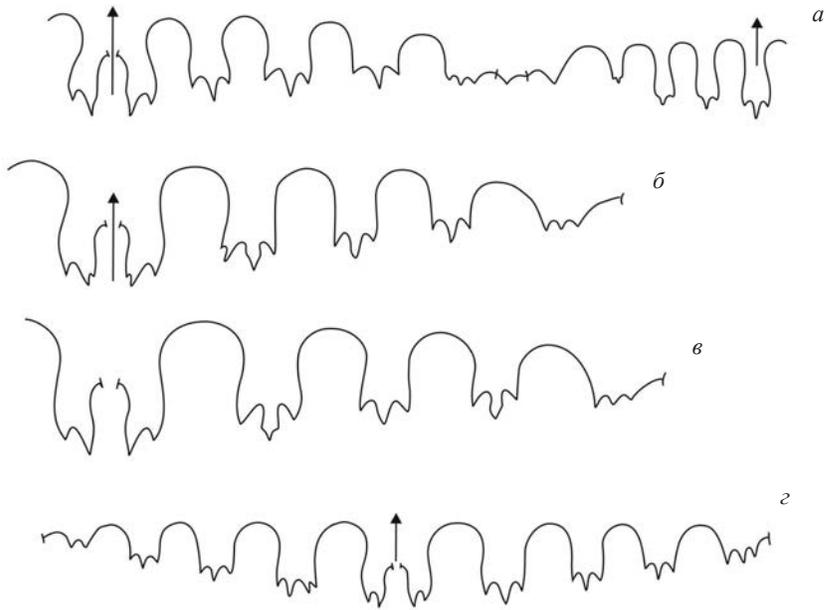


Рис. 3. Изменчивость лопастных линий *Cardiella shyndensis*: *а* – симметричная линия с трехзубчатой ПБЛ (первой боковой лопастью), *б* – дополнительное усложнение зубцов вентральной лопасти и ПБЛ, *в* – усложнение срединного зубца ПБЛ, *г* – асимметричная линия (трех- и четырехзубчатая ПБЛ, а также трех- и двузубчатая умбиликальная лопасть на разных сторонах раковины) (по Леонова, 1981).

ная линия, а также были обнаружены дополнительные усложнения зубцов в основании наружных боковых лопастей (рис. 3).

Изменчивость лопастной линии по признаку асимметрии была детально изучена на массовом материале из одного местонахождения (два слоя) для *Cardiella shyndensis* (Леонова, 1978). Число экземпляров в изученной коллекции составило около 300, поэтому для этой формы удалось получить наиболее достоверные данные. По признаку асимметрии лопастной линии (различное строение первой боковой лопасти (ПБЛ) на двух сторонах раковины) статистические результаты следующие: в слое № 1 найдено 60 экз. с симметричной линией, в которой ПБЛ трехзубчатая, 2 экз. – симметричных с четырехзубчатой ПБЛ и 3 экз. с асимметричной линией. В слое № 2 найдено 220 экз. с симметричной линией (ПБЛ – трехзубчатая), 10 экз. симметричных с четырехзубчатой ПБЛ и 15 экз. с асимметричной линией. В процентном отношении это составило в слое 1: 92%, 3% и 5%, в слое 2: 90%, 4% и 6% соответственно, т. е. вполне сопоставимые величины. Здесь можно заметить, что соотношение форм с асимметричной лопастной остается примерно одинаковым для разных выборок. По-видимому, оно отражает истинное положение вещей в данном сообществе, т. е. число «неправильных форм» в целом составляет 8–10% от общего числа (рис. 4).

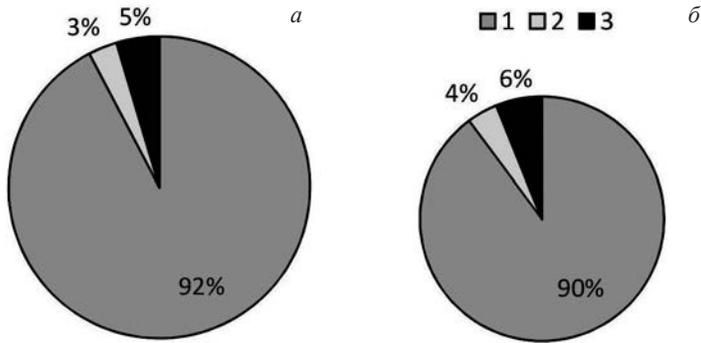


Рис. 4. Соотношение числа форм с симметричной и асимметричной лопастью линией в двух выборках *Cardiella shyndensis*: *a* – слой № 2 (220 экз.), *б* – слой № 2 (60 экз.); условные обозначения: 1 – формы с симметричной линией (ПБЛ трехзубчатая), 2 – формы с симметричной линией (ПБЛ четырехзубчатая), 3 – формы с асимметричной линией.

Слои 1 и 2 представлены однотипными темно-серыми глинистыми известняками, мощностью 0.3 м и 0.2 м соответственно, и разделены слоем алевропелитов (0.7 м) В литологическом и биостратиграфическом плане эти два слоя практически не различимы.

Кроме ПБЛ асимметрия наблюдалась и в умбиликальной части лопастной линии. Следует заметить, что явление асимметричного строения и изменчивости мелких умбиликальных лопастей наблюдается довольно часто и в других группах палеозойских аммоноидей. По-видимому, это связано с максимальным внешним воздействием на наиболее уязвимую часть раковины. Здесь интересно отметить, что асимметрия первой боковой лопасти ни в малейшей степени не была связана с асимметрией в умбиликальной части, последняя проявляется и у симметричных, и у асимметричных форм, в процентном соотношении она встречается значительно чаще, чем асимметрия основных лопастей.

При сравнении количественных характеристик формы раковины и параметров вентральной лопасти на графике (по данным таблиц 1 и 2) хорошо видно, что четкой корреляции между степенью изменчивости отдельных групп признаков не наблюдается (рис. 5). Для сравнения были использованы только те виды, по которым имелось достаточно данных. Например, у части видов при достаточно стабильной форме оборота наблюдается очень широкая изменчивость параметров вентральной лопасти (*Kargalites typicus*, *K. basarensis*, *Suakites compositus*, *Cardiella pamirica*). Наоборот, у других при изменчивой форме раковины параметры вентральной лопасти достаточно стабильны (*Cardiella vetusta*). Есть формы, у которых все признаки чрезвычайно изменчивы (*Cardiella shyndensis*). Некоторые виды, наоборот, очень стабильны. При описании вида *Almites invariabilis* В.Е. Руженцев отмечал: «Для лопастной линии этого вида характерно

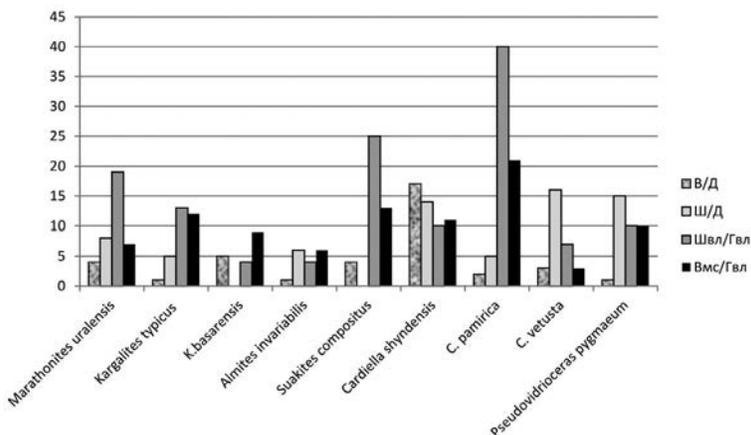


Рис. 5. График соотношения степени изменчивости основных морфологических признаков девяти видов маратонитид.

удивительное постоянство очертания, откуда происходит и его название. В этом отношении *Marathonites (Almites) invariabilis* Ruzh. представляет прямую противоположность необычайно изменчивому *Kargalites (Kargalites) typicus* (Ruzh.)» (Руженцев, 1956, с. 245). Несомненно, существует определенная погрешность, связанная с разным числом доступных для изучения образцов. Но при наличии достаточного материала такие наблюдения позволяют оценить масштабы вариабельности.

Изучение изменчивости маратонитид показало, что:

- для каждого таксона существуют свои пределы вариабельности;
- при этом определенная часть признаков сохраняет стабильность;
- в большинстве изученных случаев не наблюдается корреляции между степенью изменчивости различных морфологических структур;
- отклонения от «нормы» могут рассматриваться как один из путей образования новых групп различного таксономического ранга.

Работа подготовлена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богословская М.Ф.* 1978. Систематика и филогения семейств *Marathonitidae* и *Vidrioceratidae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. № 1. С. 53–68.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* 1992. Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулиныды, аммоноидеи, стратиграфия. М.: Наука. 203 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 253).
- Леонова Т.Б.* 1978. К вопросу об асимметрии лопастной линии аммоноидей // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 53. Вып. 3. С. 157–158.

- Леонова Т.Б. 1981. Раннепермские аммоноидеи рода *Cardiella* на Памире // Палеонтол. журн. № 2. С. 36–47.
- Леонова Т.Б. 1982. Раннепермские маратонитиды (*Ammonoidea*) на Памире // Палеонтол. журн. № 3. С. 25–34.
- Леонова Т.Б., Бойко М.С. 2000. Новые данные о составе и распространении раннепермского рода *Cardiella* (*Ammonoidea*) // Палеонтол. журн. № 3. С. 31–35.
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. 1989. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. ПИН АН СССР. М.: Наука. Т. 235. 198 с.
- Павлов А.М. 1967. Пермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Зап. Ленингр. горн. ин-та. Т. 53. Вып. 2. С. 69–85.
- Руженцев В.Е. 1950. Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. ПИН РАН СССР. Т. 29. 220 с.
- Руженцев В.Е. 1956. Нижнепермские аммониты Урала: II. Аммониты артинского яруса // Тр. ПИН АН СССР. Т. 60. С. 1–271.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. ПИН АН СССР. Т. 33. 331 с.
- Шишкин М.А. 2015. Эволюция как поддержание организационной устойчивости // Тез. конф. Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность. М.: ПИН РАН. С. 70–75.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z. 2009. Carboniferous and Permian *Ammonoidea* (*Goniatitida* and *Prolecanitida*) // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised. V. 2. P. 1–258.
- Glenister B.F., Furnish W.M. 1987. New Permian representatives of ammonoid superfamilies *Marathonitaceae* and *Cyclolobaceae* // J. paleontol. V. 81. № 5. P. 982–998.
- Leonova T.B. 2002. Permian ammonoids: Classification and phylogeny // Paleontol. j. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.
- Miller A.K., Furnish W.M. 1940. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. pap. geol. soc. Amer. N 26. P. 1–242.
- Plummer F.B., Scott G. 1937. Upper Paleozoic ammonites in Texas // Geol. Texas. bull. Texas univ. V. 3. № 3701. P. 516.

Normal range and variations in ontogeny of the Late Paleozoic ammonoid family Marathonitidae

T.B. Leonova

The ontogeny and phylogeny of members of the Late Paleozoic family Marathonitidae are analyzed. The ontogeny of some taxa shows variation in major morphological characters, including the shell shape and sutural outline. The range of variation of the characters examined is defined, and deviations from the normal range are considered to be instrumental in the derivation of new groups of various taxonomic ranks.

УДК 593.953:563.951

КОНВЕРГЕНЦИЯ И ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В ЭВОЛЮЦИИ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Н. Соловьев

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

Конвергенция наблюдается у групп, не связанных близким филогенетическим родством. Так, плоский панцирь характерен для некоторых представителей отряда Cassiduloida – юрские и раннемеловые виды родов *Pygurus* и *Clupeus*, а также для многих кайнозойских «песчаных долларов» – морских ежей, относящихся к отряду Clupeasteroida. И те, и другие являются, как правило, обитателями грубых песчаных грунтов мелководья. В надотряде Spatangacea встречается так называемая эхинокорисная жизненная форма, характеризующаяся овальным панцирем с поверхностными лентовидными амбулакрами, краевым или инфрамаргинальным перипроктом, отсутствием фасциол. Это – роды *Corthya*, ранний мел (семейство Collyritidae), *Echinocorys*, поздний мел – поздний палеоцен (семейство Holasteridae), *Isaster*, палеоцен, *Isopatagus*, современный (семейство Isasteridae), *Scrippsechinus*, современный (семейство Palaeotropidae), *Urechinus*, современный (семейство Urechinidae). Указанные роды, в отличие от большинства спатангацей, ведущих закапывающийся образ жизни, живут на поверхности субстрата. Монобазальная апикальная система в кайнозой появляется у некоторых представителей отряда Spatangoida, у большинства родов отряда Cassiduloida, у всех групп отрядов Clupeasteroida и Oligorygoida, у рода *Echinoneus* (отряд Holecypoida). Параллелизмы проявляются у групп, связанных родственными происхождением. В конце средней юры (в келловее) и особенно в поздней юре у так называемых дизастеридных морских ежей (надотряд Spatangacea) проявилась четкая тенденция к отрыву окулярных пластинок I, и V, и вершин задних амбулакров от перипрокта и их смещению в сторону передней части апикальной системы (роды *Collyrites*, *Collyropsis*, *Cyclolamas*). Вместе с тем перистом у некоторых родов переместился к переднему краю панциря, который

приобрел двустороннесимметричные очертания. Но в юре все спатангаеи продолжали оставаться дизастеридными формами, т.е. имели разорванную апикальную систему, что можно рассматривать как некое «аномальное» состояние. Эта тенденция завершилась только в начале мела (берриасе), когда появились «нормальные» формы с сомкнутой апикальной системой – семейство Holasteridae – роды *Eoholaster*, *Holaster* (отряд Holasteroidea) и семейство Toxasteridae – род *Toxaster* (отряд Spatangoida). Интересны примеры синхронного параллелизма; например, меридостернальный (диастернальный) пластрон возникает у двух родов коллиритид *Tetraromania* и *Corthya* в барреме, а у рода холастерид *Holaster*, этот же тип пластрона появляется, по-видимому, в валанжине (т. е. налицо гетерохронный параллелизм). Этмолитический тип апикальной системы появляется в конце мела и в палеогене, по крайней мере, у пяти семейств Shizasteridae, Paleopneustidae, Brissidae, Spatangidae и Loveniidae.

Ключевые слова: морские ежи, конвергенция, параллелизмы.

Конвергенцией называют появление сходных признаков или органов у филогенетически неродственных организмов, что обычно бывает связано со сходным образом жизни и условиями существования. Параллелизмом считается появление сходных признаков, черт строения у организмов одного крупного таксона, ближайшие общие предки которых не имели этих признаков или черт строения. Где проводить границу между родственными и неродственными организмами – решается исследователем в каждом конкретном случае. Поэтому надо признать до известной степени условность понятий «конвергенция» и «параллелизм», особенно, когда мы имеем дело с животными одного класса – в данном случае – класса морских ежей. Остановимся на двух достаточно ярких примерах конвергентного сходства.

Первый пример относится к морским ежам, имеющим плоский панцирь. Он характерен для юрских и раннемеловых представителей отряда Cassiduloidea – родов *Pygurus* (рис. 1а–в) и *Clupeus*, живших на грубых песчаных грунтах мелководных участков бассейнов. Нам известны местонахождения видов *Pygurus* из келловей Северного Кавказа и берриаса Крыма и Мангышлака, породы которых образовались именно в таких условиях.

Отряд Cassiduloidea объединяет неправильных морских ежей, наиболее характерными признаками которых является наличие филлодиев в амбулакральных полях и интерамбулакральных приротовых бугров, в совокупности образующих флосцеллы; имеются также петалоиды в адапикальных частях амбулакров. От других неправильных морских ежей кассидулоиды отличаются, помимо развития флосцеллы, отсутствием у взрослых форм челюстного аппарата, фасциол и пластрона. Известно около 800 ископаемых и нынеживущих видов отряда.

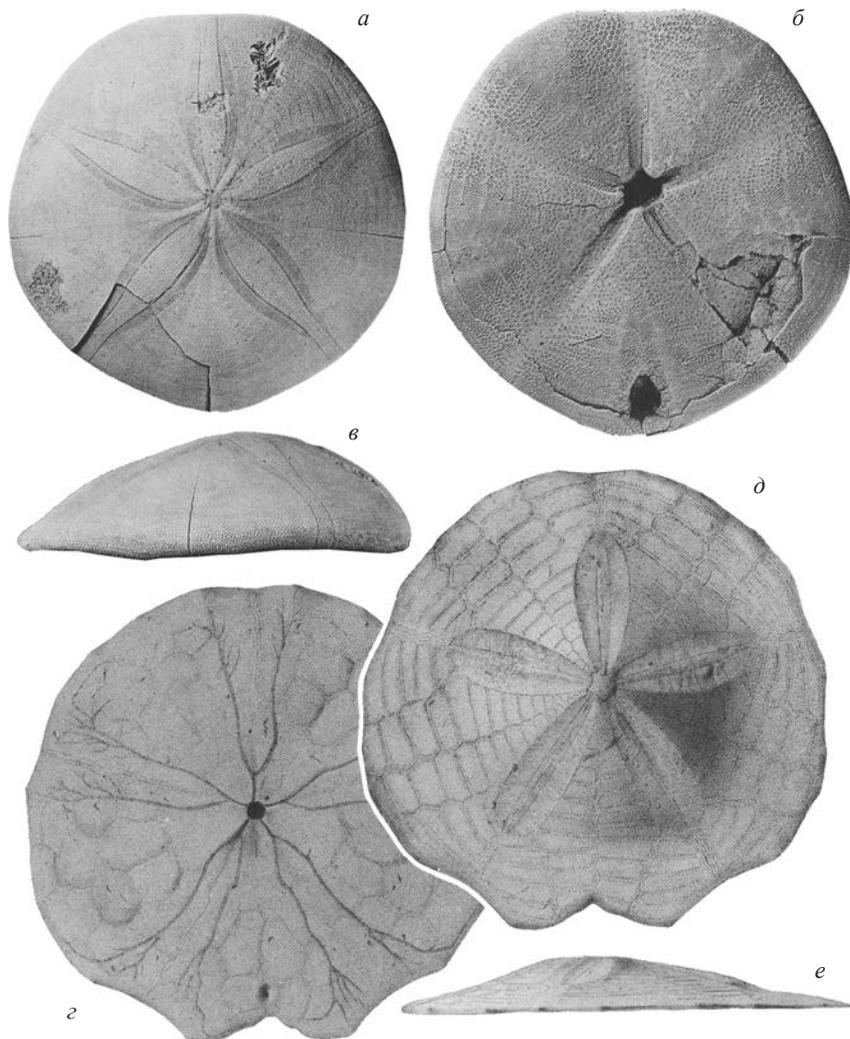


Рис. 1. *Pygurus depressus* Agassiz (Cassiduloidea, Clypeidae): *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку; длина панциря TL=80 мм. Средняя юра, келловей Франции (Kier, 1962). *Abertella auberti* (Conrad) (Clypeasteroidea, Abertellidae): *г* – вид снизу, *д* – вид сверху, *е* – вид сбоку; TL=140 мм. Миоцен США (Durham, 1966).

Условия жизни этих животных изучены мало. Современные виды встречаются преимущественно в теплых морях на относительно мелководных (от первых метров, долей метра до 250–300 м) песчаных участках морского дна, в пределах которых они могут образовывать значительные скопления. Имеются лишь немногие указания на нахождение единичных экземпляров на глубинах свыше тысячи (*Neolampas rostellata* A. Agassiz) и даже полутора тысяч метров (*Echinolampas rangii* Desmoulin). По-видимому, все ныне

живущие особи закапываются в грунт до дистальных концов петалоидов, и это обеспечивает им устойчивость в условиях подвижной воды. Способностью к частичному закапыванию обладали, очевидно, и ископаемые кассидулоиды, за исключением, быть может, самых ранних юрских видов.

Хорошо развитые приротовые интерамбулакральные бугры образуют края своеобразных желобков, в которых амбулакральные ножки филлодиев создают токи воды, подгоняющие пищевые части ко рту.

Clypeasteroidea – самый молодой отряд неправильных морских ежей, появившийся в начале кайнозоя. Они, по-видимому, произошли путем педоморфоза от какого-то представителя отряда Cassiduloida. Наиболее древний клипеастероид – род *Togocumatius* известен из палеоцена Западной Африки. Группа быстро диверсифицировалась и стала всемирно распространенной в олигоцене, а все современные семейства существуют с миоцена.

Дисковидные клипеастероиды, которых обычно и называют «песчаными долларами» (рис. 1а–е) вероятно независимо возникали три раза: первый раз в подотряде Clypeasterina – семейство Agachnoididae и дважды в подотряде Scutellina – семейство Rotulidae и надсемейство Scutelloidea (Smith, 1984). Эти три, независимо параллельно развивавшиеся эволюционные линии имели разные центры происхождения. Арахноидиды появились в Австралазиатском регионе, по-видимому, в то время, когда имела место миграция из Юго-Восточной Африки. Ротулиды произошли в области западного побережья Африки и оставались внутри этой области. Скутеллоидеи произошли в области Средиземноморья или Мексиканского залива и Карибского бассейна (Smith, 1984). Представители этого отряда достигли максимального уровня трофической специализации среди морских ежей. Они освоили новую среду обитания (грубые песчаные грунты мелководий) и новый способ питания – просеивание песка при помощи специализированных игл, с последующей доставкой отсеянных пищевых частиц ко рту по специальным пищевым желобкам, выстланным ресничным эпителием. Благодаря этим адаптациям клипеастероиды стали одними из наиболее эффективных детритофагов – обитателей песчаных грунтов (Соловьев, Марков, 2006).

Аристотелев фонарь у песчаных долларов хорошо развит (в отличие от большинства других неправильных морских ежей), но сильно отличается по форме и строению от челюстного аппарата правильных ежей. Челюстной аппарат Clypeasteroidea значительно уплощен и расширен, он не может выдвигаться из перистома и, возможно, служит только для измельчения материала, уже попавшего в рот и для дальнейшего его продвижения в глотку.

Сильно уплощенный дисковидный панцирь большинства представителей Clypeasteroidea (рис. 1а–е) и усеян густым покровом мелких, коротких игл с расширенными окончаниями. Мелкие частицы, просеиваясь сквозь «сито» из игл, падают на аборальную поверхность и с токами воды, создаваемыми ресничным эпителием, расположенным в пищевых желобах,

движутся к краям панциря (амбигу). Затем частицы попадают в щелевидные желобки оральной поверхности, по которым пища движется ко рту. В этом процессе участвуют также многочисленные аксессуарные амбулакральные ножи, располагающиеся не только в амбулакральных, но и в интерамбулакральных полях. На амбигу также происходит интенсивное просеивание грунта. Процесс питания хорошо изучен у вида *Echinarachnius parma* (Mooi, David, 1996). Большие скопления особей этого вида в Охотском море (биомасса достигает 2–3 кг/м²) описаны Соколовой и Кузнецовым (Соколова, Кузнецов, 1960). В период наблюдений особи *E. parma* лежали на поверхности грубого песчаного бедного органикой грунта в области интенсивных течений, которые и служили источником приносимого органического детрита.

В панцирях некоторых клипеастероидов имеются многочисленные вырезы и даже сквозные отверстия – луны, служащие для увеличения протяженности амбигу и сокращения пути транспортировки пищевых частиц ко рту (*Rotulidae*, *Mellitidae*, *Astriclypeidae*).

Некоторые клипеастероиды (*Dendraster*) освоили еще один способ питания, в общем не характерный для морских ежей – сестонофагию. Интересно, что представители этого рода могут закориваться передней частью панциря в грунт, при этом значительная часть панциря остается над его поверхностью. Оральная сторона бывает направлена против течения, приносящего пищевые частицы.

Как мы показали, габитус плоских клипеастероидов – «песчаных долларов» весьма сходен с таковым некоторых юрских и меловых кассидулоидов. Плоский панцирь способствует закреплению животного в грунте в условиях интенсивного гидродинамического режима, в котором обитали (и обитают) представители этих групп. Однако детали их морфологической организации и способ питания отличаются существенно.

Второй пример конвергентного сходства относится к большой группе неправильных морских ежей – надотряду *Spatangacea* (рис. 2–7). В этом надотряде встречается так называемая эхинокорисная жизненная форма, характеризующаяся овальным панцирем с поверхностными лентовидными или субпелтаоидными амбулакрами, краевым или инфрамаргинальным

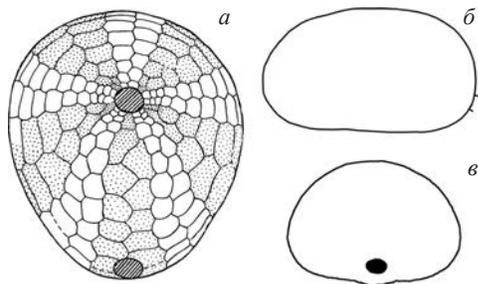


Рис. 2. *Corhya ambigua* (Eichwald) (*Disasteroidea*, *Collyritidae*): *a* – вид снизу, TL=35 мм (интерамбулакры покрыты точками), *б* – вид сзади, *в* – часть верхней поверхности с апикальной системой (амбулакры зачернены). Нижний мел, баррем Юго-Западного Крыма (Соловьев, 1971).

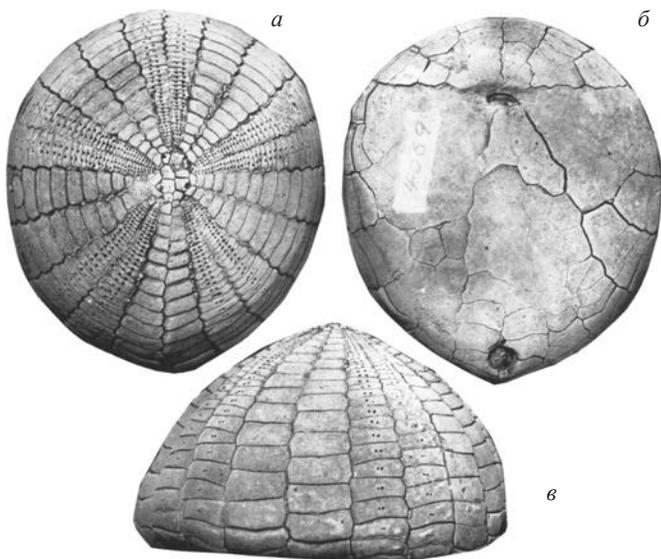


Рис. 3. *Echinocorys ovatus Leske cubensis* Sánchez Roig (Holasteroidea, Holasteridae): *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку; TL=77 мм. Верхний мел Кубы (Кер, 1984).

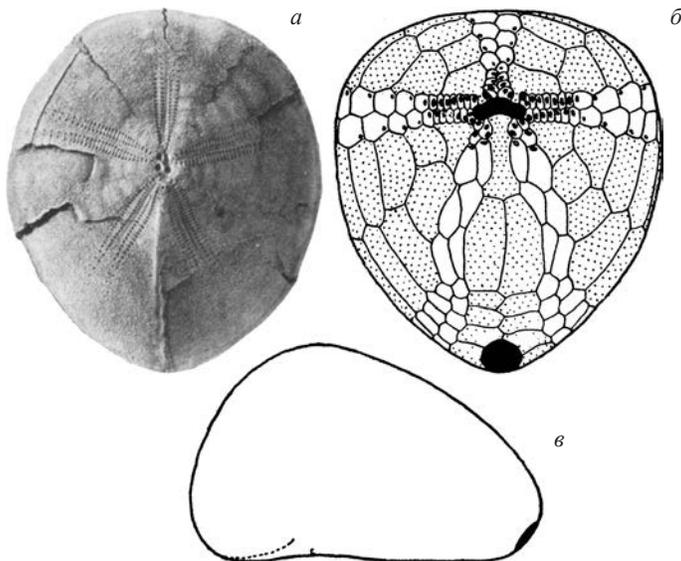


Рис. 4. *Isaster abkhasicus* (Schwetzow) (Spatangoida, Isasteridae): *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку; TL=60 мм. Верхний палеоцен, Крым (Пославская, Москвин, 1960.)

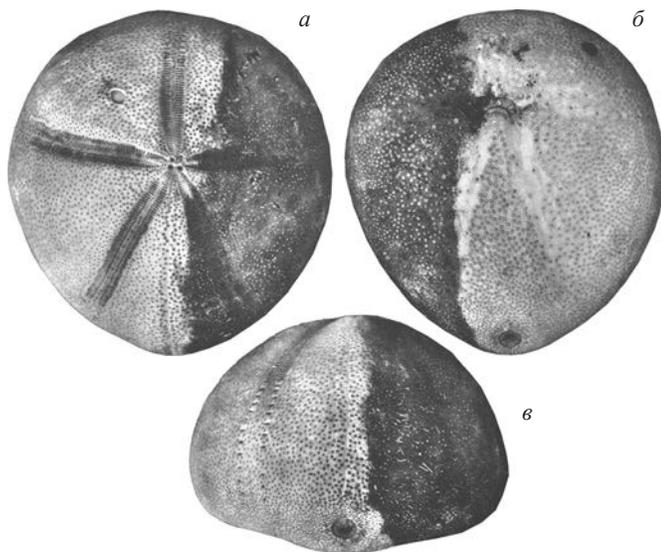


Рис. 5. *Isopatagus obovatus* Mortensen: *a* – вид сверху, *б* – вид снизу; TL=95 мм. Современный, Юго-Западная Пацифика, глубина 890 м (Mortensen, 1990).

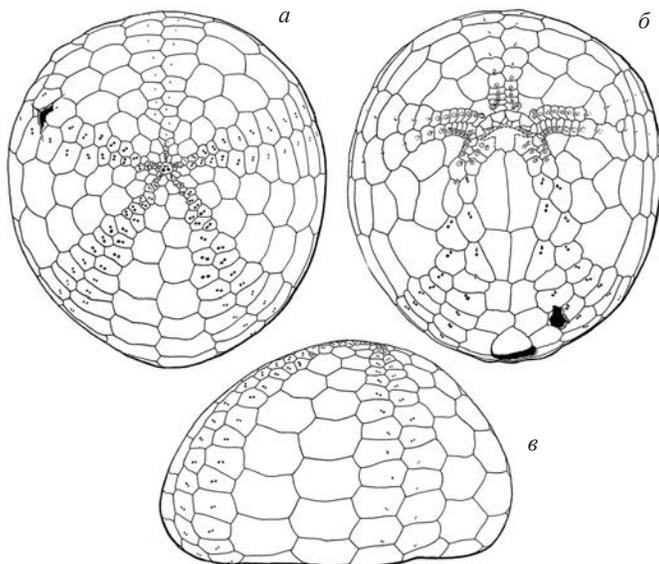


Рис. 6. *Scrippsechinus fisheri* Allison, Durham, Mintz (*Spatangoida*, Palaeotropidae): *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку; TL=63 мм. Современный, Тихий океан, хребт Наска, глубина 270–460 м (Allison, Durham, Mintz, 1967).

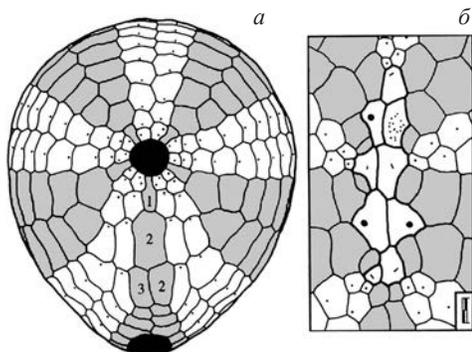


Рис. 7. *Urechinus reticulatus* Clark: а – вид сверху, б – апикальная система. Современный, Антарктика, батияль.

перипроктом, отсутствием фасциол. Это – роды *Corthyia*, ранний мел (семейство Collyritidae) (рис. 2), *Echinocorys*, поздний мел – поздний палеоцен (семейство Holasteridae) (рис. 3), *Isaster*, палеоцен, *Isopatagus*, современный (семейство Isasteridae) (рис. 4, 5), *Scrippsechinus*, современный (семейство Palaeotropidae) (рис. 6), *Urechinus*, современный (семейство Urechinidae) (рис. 7). Указанные роды, в отличие от большинства спатангацей, ведущих закапывающийся образ

жизни, живут на поверхности субстрата (рис. 8в). Об этом свидетельствует определенная примитивность их морфологии – отсутствие специализированных органов дыхания и фасциол. Хорошо развитые приротовые кисточковидные амбулакральные ножки свидетельствуют о том, что они питались и питаются поверхностным слоем осадка, в котором содержится органический детрит. Так у современного достаточно глубоководного вида *Scrippsechinus fisheri* в кишечнике были найдены фораминиферы, птероподы, мелкие панцири морских ежей *Echinocyamus*, встречающиеся в осадке (Allison et al., 1967).

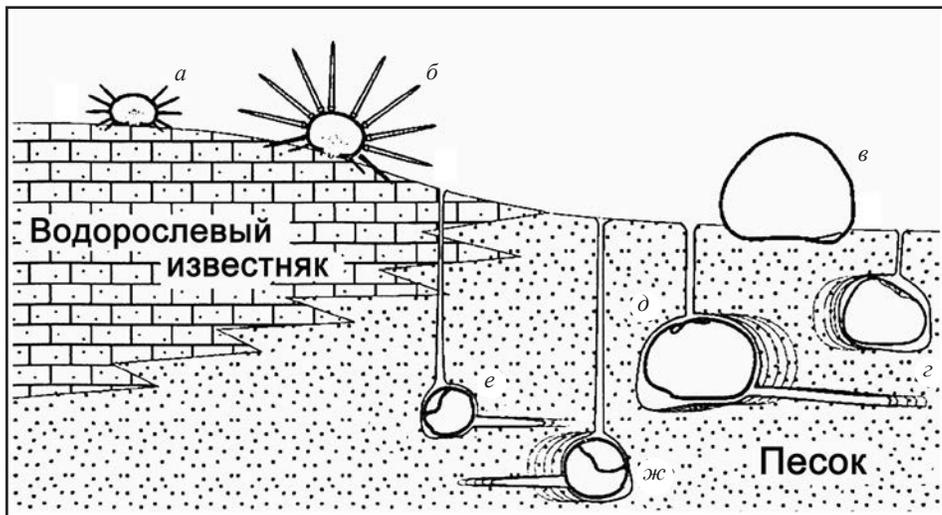


Рис. 8. Образ жизни нескольких видов морских ежей из датского яруса Австрии: а – *Hyposalenia heliophora*, б – неопределенный цидароид, в – *Echinocorys* sp., г – *Hemiasaster stella*, д – *Cyclaster aturicus*, е – *Orthaster dagestanensis*, ж – *Coraster vilanovae* (Kroh, 2001, изменено).

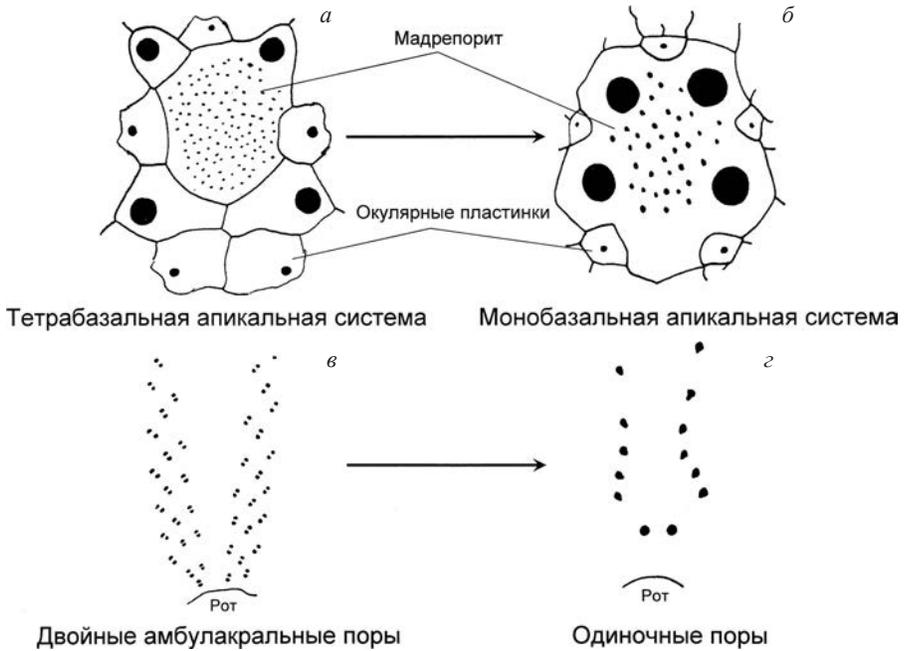


Рис. 9. Два типа апикальной системы (*а* – тетрабазальная, *б* – монобазальная) и строение амбулакральных пор вне петалоидов (*в* – двойные поры, *г* – единичные поры) у морских ежей отряда *Cassiduloidea*.

Конвергенцией можно считать преобразование тетрабазальной апикальной системы (рис. 9*а*) в монобазальную (рис. 9*б*) у разных отрядов неправильных морских ежей (четыре генитальные пластинки замещаются одной – madreporитом). Монобазальная апикальная система в кайнозойе появляется у некоторых представителей отряда *Spatangoida*, у большинства родов отряда *Cassiduloidea*, у всех групп отрядов *Clypeasteroida* и *Oligorygoida*, у рода *Echinoneus* (отряд *Holactypoida*).

Рассмотрим проявления параллелизма. В начале юрского периода произошло крупное событие в эволюции класса морских ежей, так называемая экзоциклизация. Процесс экзоциклизации, связанный со смещением перипрокта из апикальной системы в область 5-го интерамбулакра, протекал параллельно и по-разному и привел к формированию нескольких групп неправильных морских ежей, которые освоили новую адаптивную зону – рыхлые грунты, новый способ питания – детритофагию, а многие перешли к закапывающемуся образу жизни. Эти явления мы рассматриваем в ряде работ (Соловьев, Марков, 2004*а, б*, 2006; Solovjev, Markov, 2004), поэтому не будем подробно останавливаться на них здесь. Одна из эволюционных ветвей, давшая начало надотряду *Spatangacea*, была представлена в юре только дизастеридными ежами с разорванной апи-

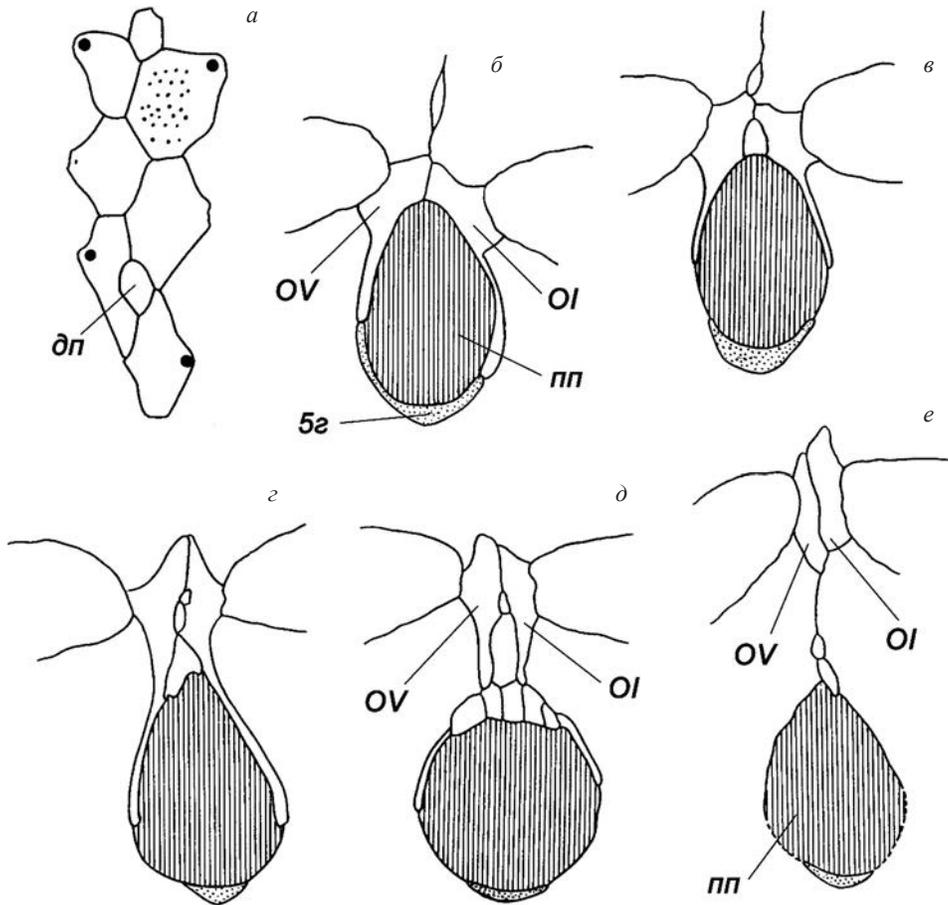


Рис. 10. Апикальная система *Pygomalus analis* (Agassiz) (Disasteroidea, Colyritidae): а – передняя часть, б–е – задняя часть с перипроктом; а–г – бат Польши, д, е – келловой Польши; дп – дополнительная пластинка, 5г – генитальная пластинка 5, пп – перипрокт, OI и OV – первая и пятая окулярные пластинки (Jesionek-Szymańska, 1963).

кальной системой – перипрокт вместе с окулярными пластинками I и V, вершинами соответствующих амбулакров (бивиум) и 5-й генитальной пластинкой сместились к заднему краю панциря, а остальные пластинки апикальной системы и вершины трех передних амбулакров (тривиум) остались в привершинной части панциря. В конце средней юры (в келловее) и особенно в поздней юре у дизастеридных морских ежей проявилась четкая тенденция к отрыву окулярных пластинок I, и V, и вершин задних амбулакров от перипрокта и их смещению в сторону передней части апикальной системы (роды *Pygomalus*, *Collyrites*, *Collyropsis*, *Cyclolamas*) (рис. 10, 11). Вместе с тем перистом у некоторых родов переместился к переднему

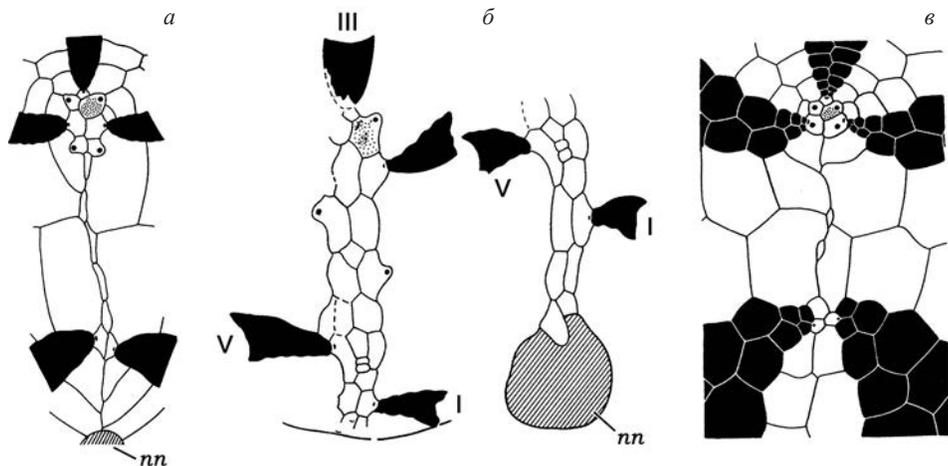


Рис. 11. Апикальная система дизастероидов: *a* – *Collyrites bicordata* (Leske), нижний оксфорд; *б* – *Cyclolampas verneuili* (Cotteau) передняя и задняя части – рисунки сделаны при разных поворотах панциря, титон, (Collyritidae); *в* – *Tetraromania ovulum* (Desor), баррем, (Disasteridae); амбулакры зачернены (Соловьев, 1971).

краю панциря, который приобрел двустороннесимметричные очертания. Но в юре все спатангацеи продолжали оставаться дизастеридными формами, т.е. имели разорванную апикальную систему (рис. 12*a*), что можно рассматривать как некое «аномальное» состояние. Эта тенденция завершилась только в начале мела (берриасе), когда появились «нормальные» формы с сомкнутой апикальной системой – семейство Holasteridae – роды *Eoholaster* (рис. 13), *Holaster* (рис. 12*б*) (отряд Holasteroidea) и семейство Toxasteridae – род *Toxaster* (отряд Spatangoida).

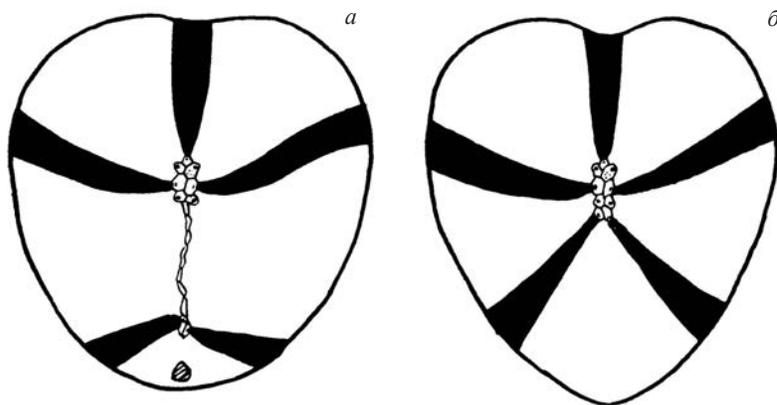


Рис. 12. Схема панциря (вид сверху): *a* – юрских коллиритид с разорванной апикальной системой (род *Collyrites*), *б* – меловых холастерид с сомкнутой апикальной системой (род *Holaster*); амбулакры зачернены.

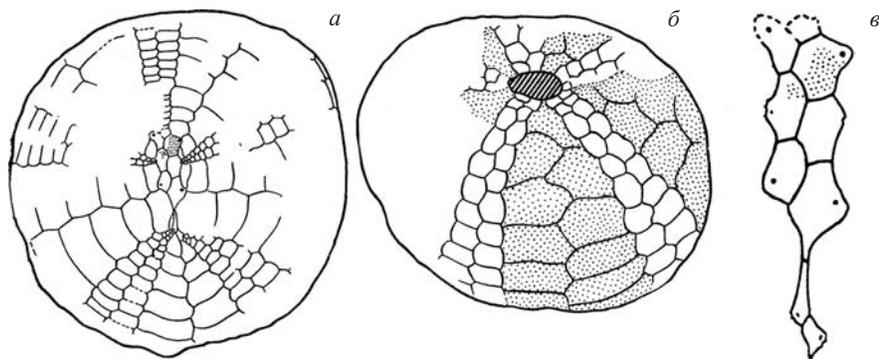


Рис. 13. *Eoholaster poslavskae* Solovjev (семейство Holasteridae): *a* – строение верхней поверхности панциря, *б* – строение нижней поверхности панциря TL=33мм, *в* – апикальная система Берриас Юго-Западного Крыма (Соловьев, 1989).

Этмофрактный тип апикальной системы в отряде Spatangoida, свойственный большинству меловых представителей отряда преобразуется в этмолитический в конце мела и в палеогене, по крайней мере, у пяти семейств Shizasteridae, Paleopneustidae, Brissidae, Spatangidae и Loveniidae.

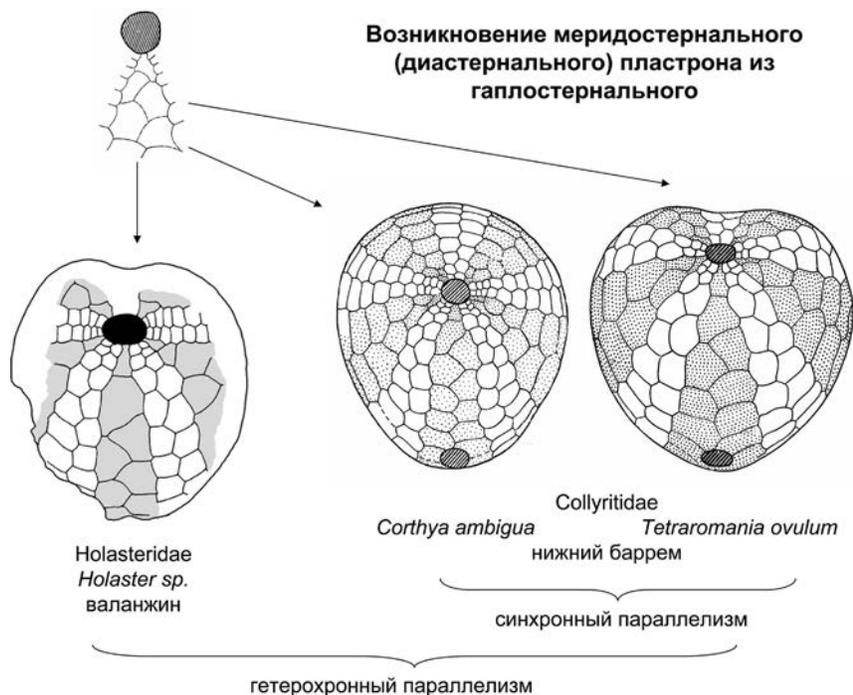


Рис. 14. Синхронный и гетерохронный параллелизм на примере возникновения меридостерального (диастерального) пластрона из гаплостерального.

Этот тип характеризуется сильно удлинненным мадрепоритом, который «прорастает» назад и разделяет генитальные пластинки 1 и 4 и окулярные пластинки I и V.

Интересны примеры синхронного параллелизма; например, меридостернальный (диастернальный) пластрон возникает у двух родов коллиритид *Tetraromania* и *Corthya* в барреме, а у рода холастерид *Holaster*, этот же тип пластрона появляется, по-видимому, в валанжине (т. е. налицо гетерохронный параллелизм). Исходным типом пластрона был гаплостернальный тип, свойственный более древним коллиритидам и холастеридам (рис. 14).

Развитие отряда Cassiduloidea характеризуется проявлением параллельной эволюции, свойственной большей части семейств (рис. 15) (Kier, 1962; Москвин и др. 1980; Москвин 1989). В начале позднего мела за пределами петалоидной части амбулакров происходит смена двойных пор единичными (см. рис. 9в, з) и, главным образом, после маастрихта на смену тетрабазальному строению апикальной системы приходит монобазальная структура (см. рис. 9а, б). Уже с раннего палеоцена такие признаки, как правило, не совмещаются. Редким исключением является род *Oolopygus*, продолжающий свое развитие до раннего палеоцена и сохраняющий наряду с единичными порами типичную тетрабазальную апикальную систему.

В эволюции отряда Cassiduloidea существуют несколько рубежей, ясно, а подчас и резко проявляющихся в смене состава и возникновения новых морфологических признаков. Наиболее ярко выступают два таких рубежа. Первый из них приурочен к сеноману и отмечен появлением буккальных пор и единичных пор на амбулакальных пластинках за пределами петалоидов, второй ознаменовался преобразованием строения апикальной системы в конце сенона.

Сравнивая положение этих важных рубежей в развитии кассидулоидов, можно увидеть в нем определенные черты сходства. Новые признаки (единичные поры, монобазальная апикальная система) появляются в моменты относительного расцвета отряда (сеноман, маастрихт), первоначально лишь в некоторых, преимущественно малочисленных семействах. После этого происходит заметное, и по-видимому, даже резкое обеднение состава (ранний турон, датский век) и в последующие этапы, начинающиеся с позднего турона и позднего палеоцена, новые элементы морфологии становятся господствующими. Таким образом, в этом отношении наблюдается некоторое подобие между сеноманом и маастрихтом, нижним туроном и датским (быть может, и монским) ярусом, верхним туроном и танетским ярусом (см. рис. 14). (Отметим еще раз, что нижнетуронские морские ежи известны мало, это свидетельствует, скорее всего, о малочисленности сообществ).

Проявляются ли здесь какие-либо общие закономерности, или совпадение случайно, и какова действительная роль изменений в это время внешних условий – сказать трудно. Трудно также говорить о большей или мень-

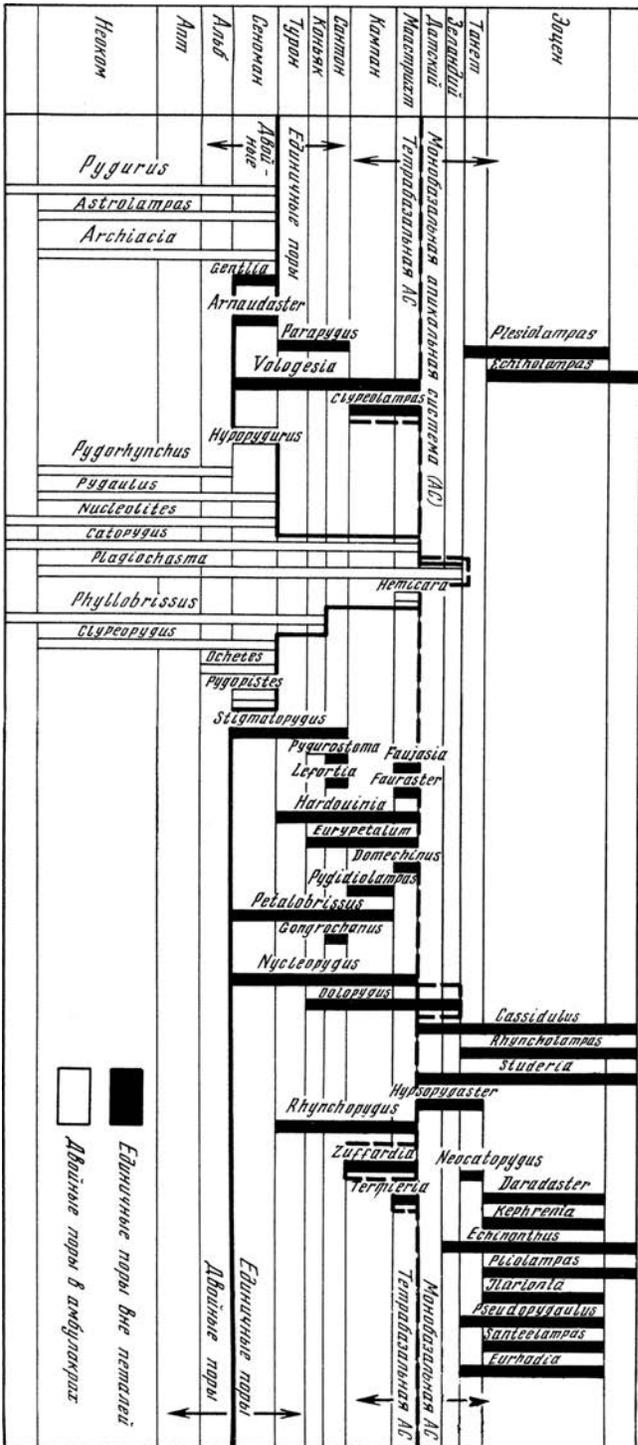


Рис. 15. Параллельная эволюция морских ежей отряда Cassiduloidea в меловом периоде и палеогене (Москвин, Соловьев, Ендельман, 1980).

шей резкости таких рубежей, так как само понятие «резкость» применительно к подобным явлениям имеет лишь относительное значение. «Цена» отдельных частных перестроек в ходе эволюции может сильно меняться.

Палеоцен, включая датский век, были временем становления новой структуры апикального аппарата. Можно полагать, что в эти «переходные» этапы возникающие признаки не обладали еще полной устойчивостью. Закрепление их требовало, скорее всего, значительных промежутков времени, и сам процесс таких преобразований совершался достаточно постепенно. В прошлой истории кассидулоидов нечто подобное мы наблюдаем в появлении буккальных пор и единичных пор во внепеталоидных частях амбулакров.

Отметим, что широкое распространение вплоть до современности имеет род *Studeria*, в составе которого известно около 20 видов. В датских отложениях он представлен двумя сменяющими один другого видами – *St. crassa* (Stolicz.) и *St. faberi* (Ravn). Интересной особенностью этих датских видов рода *Studeria* является изменчивость строения апикальной системы. Наряду с вполне типичной монобазальной структурой последней наблюдаются случаи явственного обособления от центрального диска левой задней генитальной пластинки. Возникает, таким образом, апикальная система как бы промежуточного строения. Судя по литературным данным, более поздним, собственно кайнозойским представителям рода свойственна только монобазальная апикальная система.

Сходную неустойчивость строения апикальной системы удается наблюдать у видов рода *Hypsopygaster*. На полуострове Мангышлак, где пока только известны эти морские ежи, установлено три вида, появляющиеся в интервале от самых верхних горизонтов датского яруса до верхнего палеоцена. Они различаются между собою, главным образом, формой панциря, но у двух более ранних – *H. ungosensis* Bajar и *Hypsopygaster rostriformis*, по-видимому всегда имеется монобазальная апикальная система, в то время как у верхнепалеоценового *Hypsopygaster bajarunasi* наблюдается как монобазальная, так и достаточно типичная тетрабазальная структура (Кадильникова, Москвин, 1984).

Приобретение единичных пор на амбулакральных пластинках и монобазальной апикальной системы, несомненно, явились важнейшими событиями в развитии кассидулоидов. Несомненно также, что в геологических масштабах времени эти события произошли довольно быстро. Однако не следует упускать из виду, что от первого появления признака до завоевания им господствующего значения каждый раз проходило все же не менее 8–10 млн. лет.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кадильникова Е.И., Москвин М.М. 1984. Датские и палеоценовые виды морских ежей *Studeria* и *Hypsopygaster* // Палеонтол. журн. № 1. С. 37–46.
- Москвин М.М. 1989. Морские ежи на рубеже мезозоя и кайнозоя // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. АН Эст. ССР. Таллин. С. 175–187.
- Москвин М.М., Соловьев А.Н., Эндельман Л.Г. 1980. Класс Echinoidea. Морские ежи // В.В. Меннер (ред.). Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука. С. 116–175.
- Пославская Н.А., Москвин М.М. 1960. Морские ежи отряда Spatangoida в датских и пограничных с ними отложениях Крыма, Кавказа и Закаспийской области // Граница меловых и третичных отложений. Доклады советских геологов. М.: Изд-во АН СССР. С. 47–82.
- Соколова М.Н., Кузнецов А.П. 1960. О характере питания и роли, которую играет трофический фактор в распространении морского ежа *Echinarachnius parma* // Зоол. журн. Т. 39. С. 1253–1256.
- Соловьев А.Н. 1971. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР // Тр. ПИН АН СССР. Т. 131. М.: Наука. 124 с.
- Соловьев А.Н. 1989. Новый род морских ежей *Eoholaster* (Spatangoida, Holasteridae) из берриаса // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. АН Эст. ССР. Таллин. С. 148–155.
- Соловьев А.Н., Марков А.В. 2004а. Ранние этапы эволюции неправильных морских ежей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М: ПИН РАН. С. 77–86.
- Соловьев А.Н., Марков А.В. 2004б. Причины и следствия экзоциклизации морских ежей // Тез. докл. 50 сес. Палеонтол об-ва. СПб. С. 121–123.
- Соловьев А.Н., Марков А.В. 2006. Трофические особенности морских ежей на разных этапах исторического развития класса // Эволюция биосферы и биоразнообразие. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК. С. 316–333.
- Allison E.C., Durham J.W., Mintz L.W. 1967. New Southeast Pacific Echinoids // Occasional pap. California acad. sci. N 62. San Francisco. 23 p.
- Durham J.W. 1966. Clypeasteroids // Treatise on invertebrate paleontology. Pt U, Echinodermata 3. V. 2. Geol. soc. Amer. Univ. Kansas press. P. 450–491.
- Kier P.M. 1962. Revision of the cassiduloid echinoids // Smithsonian misc. coll. V. 144. N 3. 262 p.
- Kier P.M. 1984. Fossil Spatangoid Echinoids of Cuba // Smithsonian contrib. paleobiol. N 55. Smiths. inst. press. Washington. 336 p.
- Kroh A. 2001. Echinoids from the Danian (Lower Paleocene) Bruderndorf Formation of Austria // W.E. Piller & M.W. Rasser (eds). Paleogene of the Eastern Alps. Österreichische Akademie der Wissenschaften. Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissioinen 14. P. 377–463.
- Jesionek-Szymańska W. 1963. Echinides irregulies du Dogger de Pologne // Acta palaentol. Pol. V. 8. № 3. P. 293–414.

- Mortensen Th.* 1960. A monograph of the Echinoidea. Vol. V. Spatangoida. I. Copenhagen. Reitzel-Publisher. P. 1–432.
- Mooi R., David B.* 1996. Phylogenetic analysis of extreme morphologies: deep-sea holasteroid echinoids // *J. nat. hist.* V. 30. P. 913–953.
- Solovjev A.N., Markov A.V.* 2004. The early evolution of irregular echinoids // *Proc. 11 intern. echinoderm. conf. Munich, Germany.* Heinzeller & Nebelsk (eds), London. P. 551–555.
- Smith A.B.* 1984. Echinoid palaeobiology. L.: George Allen & Unwin. 190 p.

Convergence and parallelism in echinoid evolution

A.N. Solovjev

Convergence is seen in groups not connected by close phylogenetic relationship. Flat test is typical of some representatives of order Cassiduloidea such as Jurassic and Early Cretaceous species of genera *Pygurus* and *Clypeus* and also of many Cainozoic genera of order Clypeasteroidea called “sand dollars”. Both of them are the inhabitants of coarse sandy grounds of shallow water as a rule. In superorder Spatangacea we can see so called “Echinocorys life form” which is characterized by oval test with flush nonpetaloid or subpetaloid ambulacra, marginal or inframarginal periproct and absence of fascioles. These are genera *Corthya*, Early Cretaceous (family Collyritidae), *Echinocorys*, Late Cretaceous – Late Paleocene (family Holasteridae), *Isaster*, Paleocene, *Isopatagus*, recent (family Isasteridae), *Scrippsechinus*, recent (family Palaeotropidae), *Urechinus*, recent (family Urechinidae). These genera contrary to the most of spatangaceans having the burrowing life mode live on the surface of the substrate. In Cainozoic monobasal apical system appears in some genera of order Spatangoida in most genera of order Cassiduloidea in all groups of orders Clypeasteroidea and Oligopygoidea and in genus *Echinoneus* (order Holecypoida). The phenomena of parallelism is revealed in groups connected by relative origin. At the end of Middle Jurassic (Callovian) and especially Late Jurassic so called disasterid echinoids (superorder Spatangacea) developed distinct trend to lose contact of ocular plates I and V and tops of posterior ambulacra with periproct and its removal to the anterior part of apical system (genera *Collyrites*, *Collyropsis*, *Cyclolampas*). Altogether peristome in some genera removed to the anterior part of the test that got bilateral symmetrical shape. However, in Jurassic all Spatangacean still remained disasterid echinoids as they had disjunct apical system which can be interpreted as some “abnormal” state. This trend was over at the beginning of Cretaceous when “normal” forms with joint apical system appeared – family Holasteridae (genera *Eoholaster*, *Holaster*, order Holasteroidea) and family Toxasteridae (genus *Toxaster*, order Spatangoida). The examples of synchronous parallelism are appearance of meridosternal (diasternal) plastron in two genera of collyritids *Tetraromania* and *Corthya* in Barremian, however, in holasterid genus *Holaster* this type of plastron appeared in Valanginian (heterochronous parallelism). The ethmolitic type of apical system appeared at the end of Cretaceous and Paleocene at least in five families Schizasteridae, Paleopneustidae, Brissidae, Spatangidae and Loveniidae.

УДК 563.91

ПИЩЕСБОРНЫЕ ВЫРОСТЫ ПЕЛЬМАТОЗОЙНЫХ ИГЛОКОЖИХ: МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ

С.В. Рожнов

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

Сходство в модели построения скелета брахиольной пищесборной системы бластозой и системы рук кринозой, которое заключается в апикальном росте с энантиоморфным смещением скелетных элементов, объяснено первичной организующей ролью радиальных амбулакральных каналов, имеющих такую же модель ответвления амбулакральных щупалец. Различие в расположении брахиол и рук относительно теки (экзотекальном и эндотекальном) связывается с формированием первичных амбулакральных щупалец непосредственно на поверхности тела у большинства бластозой и в особой закрытой вестибулярной полости у криноидей. Опорный скелет брахиол возникал как ответвление выстилающих дно амбулакра табличек, когда они имелись, или формировались аналогично им как новообразование вне теки. Опорный скелет рук, брахиали, возникал как сериальный рост расположенных радиально табличек на границе аборального скелета и тегмена, формирующегося благодаря появлению вестибулума. Предположение об индуцирующей и организующей аранжировку скелетных элементов роли гидроцеля и его радиальных амбулакральных выростов в морфогенезе иглокожих позволяет конкретизировать принцип деления скелета на аксиальную и экстраксиальную части. Аксиальным является скелет, модель развития которого сформировалась под организующим влиянием радиальных амбулакральных каналов. Остальной скелет является экстраксиальным, подразделяющийся на симметризованный, аранжированный под прямым или опосредованным организующим действием гидроцеля, и неупорядоченный, несимметризованный, не связанный исходно с влиянием гидроцеля.

Ключевые слова: иглокожие, пельматозоа, криноидеи, амбулакральная система, аксиальный скелет, экстраксиальный скелет, эмбриональная индукция, руки, брахиолы.

ВВЕДЕНИЕ

Иглокожие, прежде всего морские ежи, излюбленный объект экспериментальной эмбриологии и биологии развития. У морских ежей выявлено много деталей индивидуального развития, включая особенности расположения и экспрессии многих генов. Некоторые особенности известны и для представителей других современных классов иглокожих (David, Mooi, 2014). Задача палеонтологов применить эти данные для понимания эволюционного развития иглокожих, морфологическое и таксономическое разнообразие ископаемых форм которых столь велико. Несмотря на то, что эта задача связана обычно с возможностью изучения только скелета, сохраняющегося в ископаемом состоянии, для ее решения необходимо реконструировать важные особенности мягкого тела. Палеонтологи нередко забывают, что скелет это только часть организма, а эволюционирует организм в целом. Впрочем, и генетики обычно забывают, что организм эволюционирует как целая система всех стадий развития, а не только геном.

В этой статье рассматриваются особенности развития тех частей скелета пельматозойных иглокожих, которые тесно связаны с амбулакральной системой, организующей их симметрию и определяющие особенности роста обособленных выростов тела, выполняющих пищеварные функции. Это руки криноидей и брахиолы остальных пельматозойных иглокожих, а также в чем-то сходная с ними и важная для понимания их морфогенеза «рука» солют – стебельчатых иглокожих, исходно не имевших радиальной симметрии.

Руки и брахиолы могут быть морфологически очень сходны, но резко различаются особенностями соотношения с текой (рис. 1). Полагают, что руки являются эндотекальными выростами, в которые заходит внутренняя полость теки (рис. 1а), а брахиолы являются экзотекальными выростами, отходящими от поверхности теки (рис. 1б) и в которые полость теки

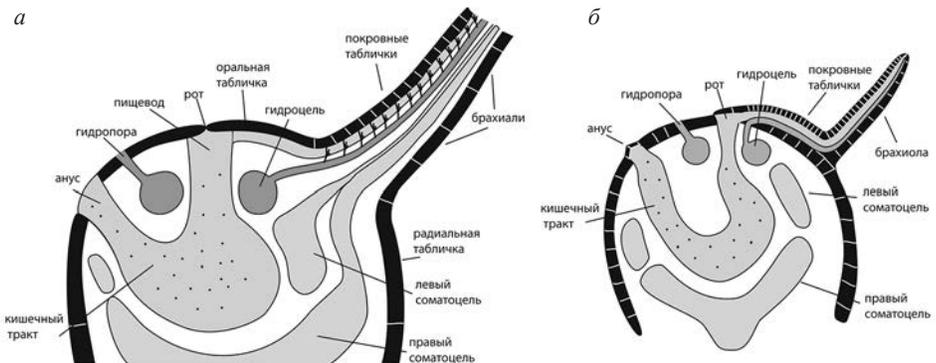


Рис. 1. Схема эндотекального строения рук (а) и экзотекального брахиол (б).

не заходит непосредственно (Ubaghs, 1978). Д. Спринкл (Sprinkle, 1973) пошел еще дальше, предположив, что в брахиолах не было радиальных амбулакральных каналов. На этом основании он разделил всех стебельчатых иглокожих на две группы: **Stinozoa**, куда входит единственный класс криноидей, и **Blastozoa**, который объединяет всех остальных бывших пельматозойных иглокожих. Таким образом, различие между пищесборными скелетными выростами, руками и брахиолами, послужили основным критерием для выделения этих двух подтипов и уничтожения единого подтипа пельматозойных иглокожих. Поэтому анализ морфологического сходства и различий между двумя типами пищесборных выростов и особенностей их морфогенеза является критически важным для разработки филогении иглокожих и их таксономии, а также позволяют по-новому взглянуть на экстраксиально-аксиальную теорию гомологии скелета иглокожих Давида и Муи (David, Mooi, 1998).

МОРФОЛОГИЯ РУК МОРСКИХ ЛИЛИЙ И ОСОБЕННОСТИ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

Внутренние мягкие части руки в значительной степени охватываются скелетом, который состоит из оральной и аборальной частей (рис. 2). Аборальный скелет руки является ее опорой и построен однорядно или двурядно расположенными брахиальными табличками одинакового размера, соединенными между собой мускульными и/или лигаментными соединениями, благодаря которым они обладают подвижностью. От каждой брахиали, справа или слева, может отходить всегда неветвящаяся пиннула, представляющая собой уменьшенную копию основной ветви руки. Руки и пиннулы с оральной стороны прикрыты двумя или больше рядами покровных табличек, среди которых различают два срединных ряда амбулакралий, контактирующих друг с другом зигзагообразным швом. Между рядом амбулакралий и краями брахиалей иногда располагаются один или два ряда адамбулакральных табличек. Амбулакральные таблички и адамбулакральные таблички расположены на мягких выростах, лапетах, по краям амбулакрального желобка, способных раскрываться, поднимая покровные таблички и открывая расположенный под ними пищесборный желобок, покрытый реснитчатым эпителием.

Непосредственно под пищесборным желобком в руке расположен радиальный амбулакральный канал, от которого, чередуясь справа и слева, отходят ответвления радиального канала в пиннулы, с шагом на каждой стороне обычно в длину двух брахиалей (рис. 3). В пиннулах, также чередуясь справа и слева, отходят триады амбулакральных щупалец с шагом, как у покровных амбулакральных табличек (рис. 3в). Каждая триада состоит из длинного, среднего и короткого щупалец. Длинное щупальце с помощью липкого мукуса улавливает частицы пищи, которые средним и малым щупальцами формируются в пищевой комок, отправляемый в пищесборный

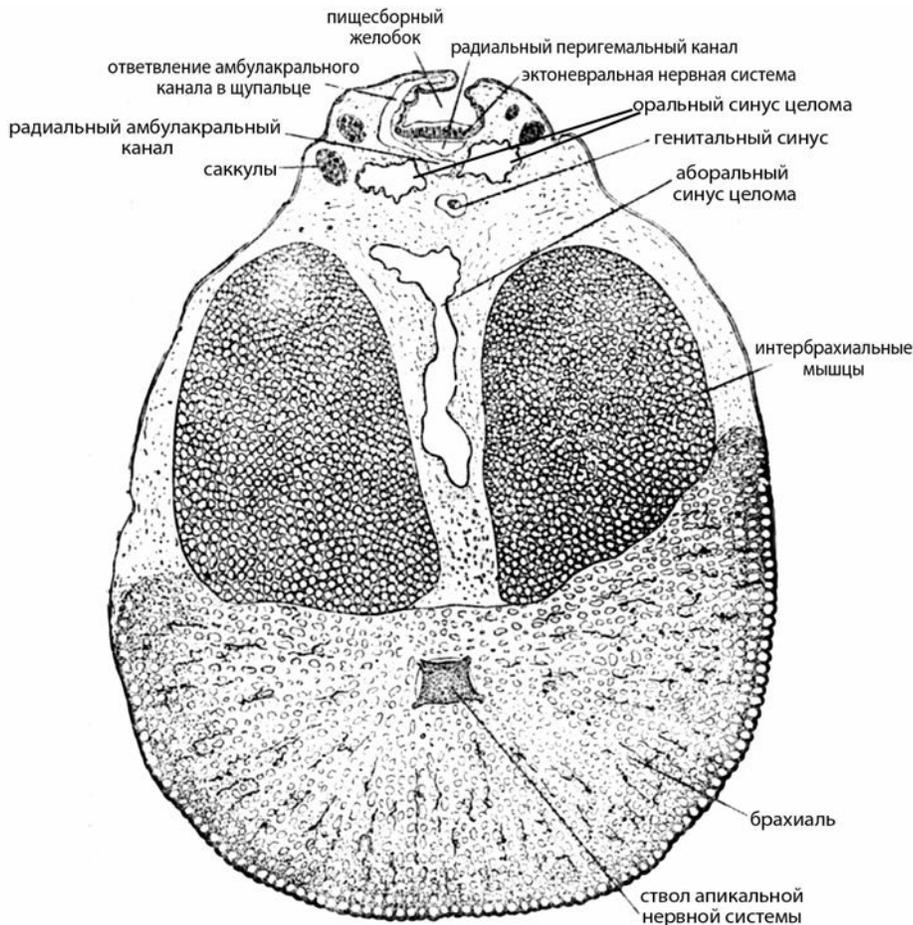


Рис. 2. Поперечное сечение руки современной морской лилии *Heliometra glacialis* (по: Иванов и др., 1946).

желобок, где мерцательный эпителий перемещает его ко рту (Meyer, 1982).

Рука современных морских лилий представляет собой сложный орган, в состав которого входят производные всех трех целомов, нервная система, мощные мышцы, скелет и гонады (рис. 2). Эту сложную систему органов руки легко представить как вырост теки вместе с частями внутренних органов. Поэтому руки морских лилий называют эндотекальными выростами (Ubaghs, 1978). Обращает на себя внимание, что в поперечном срезе руки *Antedon* пищесборный желобок и амбулакальный канал занимают незначительный объем, тогда как основную его часть занимают мощные мышцы. Возможно, что у многих палеозойских морских лилий мышц в руках не было, или они были очень слабыми.

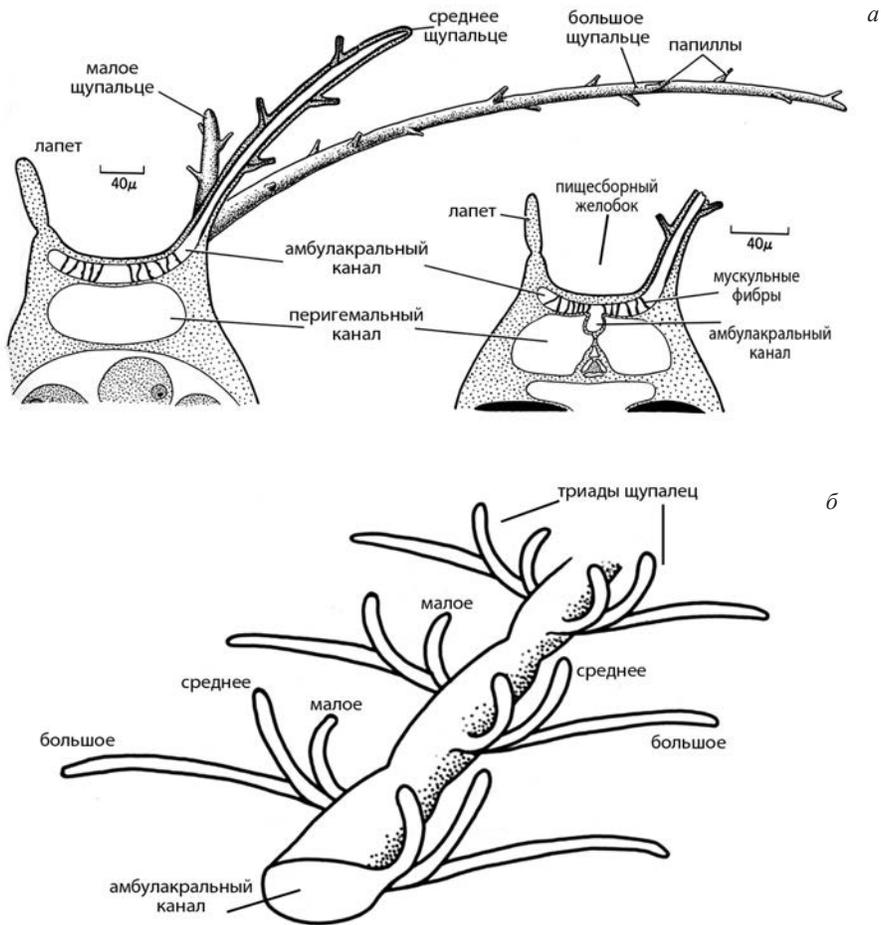


Рис. 3. Радиальный амбулакальный канал и триада щупалец морской лили *Antedon* в пиннule (а), руке (б) и схема их соотношения (по: Nichols, 1966).

Несмотря на то, что амбулакальный радиальный канал занимает незначительную часть общего объема мягких тканей руки, он является основной частью этого органа, так как без него рука не смогла бы функционировать в качестве пищеворного органа. Триады щупалец, поочередно отходящие от радиального канала справа и слева, улавливают пищевые частицы с помощью мукуса, формируют пищевой комок и передают его в пищеворный желобок, ведущий ко рту. С помощью реснитчатого эпителия пищевой комок гонится ко рту, через который и поступает в пищеварительную систему. Становится очевидным, что основную роль в пищеворной системе играют щупальца амбулакального канала, а пищеворный желобок, при всей его важности, лишь перемещает пищевой комок в рот. Без щупалец амбулакальной системы он функционировать не может,

так как сам не способен вылавливать пищевые частицы из тока воды. Этот тривиальный вывод будет важен при последующем рассмотрении морфологии и функционировании брахиол, характерных для остальных пельматозойных иглокожих, а также для пищесборных желобков некоторых карпозойных иглокожих.

У современных морских лилий пищесборный желобок вместе с радиальным амбулакральным каналом, протягиваясь от рук по тегмену, подходит непосредственно ко рту, где радиальный амбулакральный канал уходит к кольцевому амбулакральному каналу. Несмотря на то, что пищесборный желобок обычно прикрыт сверху покровными амбулакральными табличками, проходя радиально между интеррадиальными табличками тегмена, снизу он обычно не имеет специальных выстилающих его дно табличек. Формирование радиального канала и первичных амбулакральных щупалец у криноидей тесно связано с развитием вестибулума и описано для многих морских лилий в оригинальных и сводных работах (Иванова-Казас, 1978; Engle, 2013; Amemiya et al., 2016; Barrois, 1888; Gislén, 1924; Hуman, 1955). Исходя из этих описаний, можно отметить следующие особенности формирования радиальных каналов, пищесборных желобков и других околоротовых структур современных морских лилий. Параллельно с развитием радиальных щупалец гидроцеля формируется вестибулум, который сначала представляет собой небольшое впячивание на вентральной стороне личинки, расположенное у *Antedon* между вторым и третьим ресничными кольцами. Это впячивание еще во время пелагической жизни углубляется и расширяется, захватывая брюшную часть третьего ресничного кольца. Боковые края вестибулума сходятся и затем начинают срастаться сзади вперед. Срастание полностью завершается вскоре после прикрепления личинки, и вестибулум принимает форму сплюснутой замкнутой полости с утолщенной внутренней стенкой, дном, и более тонкой наружной стенкой, сводом (рис. 4а). Вскоре после этого на дне вестибулума образуется впячивание, растущее по направлению к встречному впячиванию зачатка кишки, прорастая через формирующееся кольцо гидроцеля, имеющего на этой стадии еще форму подковы. Выпячивание дна вестибулума срастается с выпячиванием кишки и образует эктодермальный пищевод, вокруг которого подкова гидроцеля замыкается в амбулакральное кольцо. Одновременно весь комплекс зачатков органов поворачивается таким образом, что вестибулум оказывается на верхнем, бывшем заднем, конце личинки. Вертикальный мезентерий, разделяющий правый и левый соматоцели занимает горизонтальное положение, левый соматоцель становится оральным, правый, теперь располагающийся под левым, занимает аборальное положение. В результате возникает новая, инвертированная по отношению к личиночной передне-задняя ось тела, что, видимо, могло привести к расположению передних Хокс-генов в обратном порядке (Рожнов, 2012).

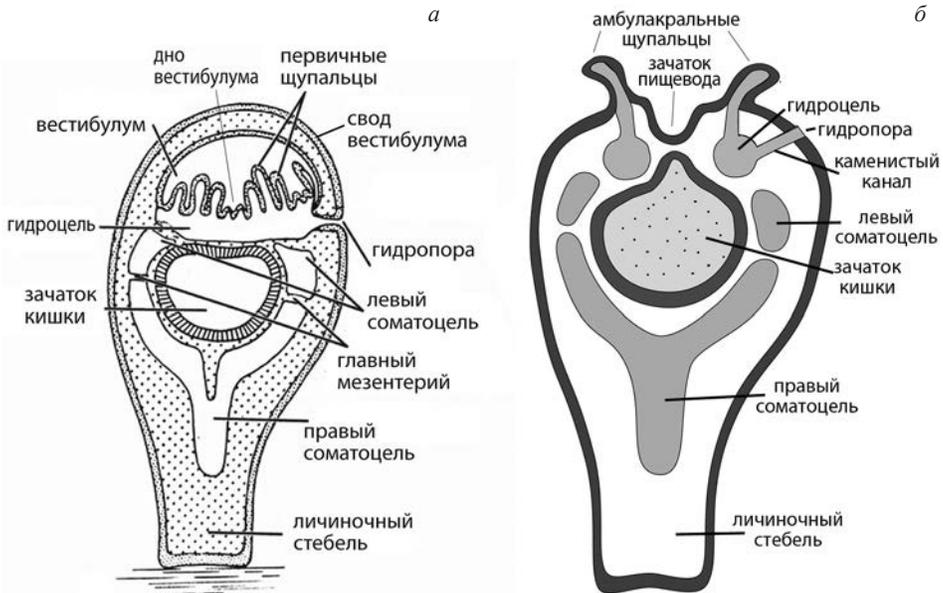


Рис. 4. Схема формирования первичных амбулакральных щупалец в вестибулуме у морских лилий (*a*) и реконструкция их появления непосредственно на поверхности личинки в перистомальной области у бластозойных иглокожих (*б*).

На гидроцеле образуется пять лопастей, каждая из которых разделяется на три дивертикула, которые выпячивают перед собой дно вестибулума, образуя пять групп по три щупальца, заключенные внутри полости вестибулума (рис. 4*a*). По бокам каждой из этих триад щупалец, среднее из которых занимает радиальное положение, появляется по щупальцу, так что триада превращается в пентаду и общее число щупалец становится равным 25. На более поздней стадии от этих двадцати пяти щупалец остаются только пять, занимающих радиальное положение. Остальные исчезают. Примерно в это же время свод вестибулума разделяется пятью радиальными трещинами на пять лопастей, на каждой из которых развивается оральная табличка скелета. Оральные лопасти раздвигаются и щупальца оказываются снаружи. Между оральными лопастями возникают зачатки рук в виде радиальных выростов по краю чашечки. В них врастают продолжения орального и аборального целомов и пять оставшихся первичных радиальных щупалец, которые развиваются в радиальные амбулакральные каналы. Ранее зачатков рук между оральными табличками скелета появляются радиальные скелетные таблички и как их продолжение первые брахиали. Они поддерживают формирующиеся руки.

Руки растут вместе с поддерживающим их скелетом, а оральные лопасти вместе с оральными табличками атрофируются. Над радиальными

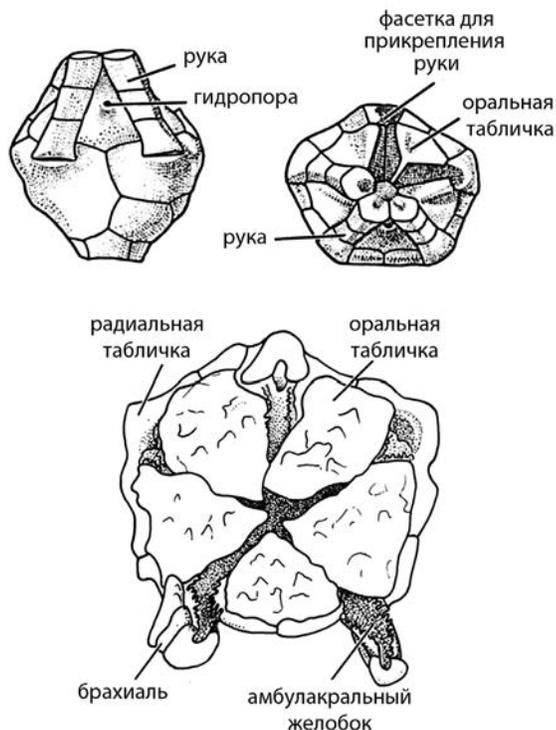


Рис. 5. Полностью закрытый тегмен у девонской диспаридной криноидеи *Harpocrinites mespiliformis* (а) (по: Springer, 1926) и оральные таблички, покрывающие тегмен у взрослой современной морской лилии *Hyocrinus* (б) (по: Breimer, 1978).

каналами появляются ведущие ко рту пищесборные желобки, выстланные реснитчатым эпителием. Эти радиально расположенные желобки разделяют оральную часть чашечки, тегмен, на пять интеррадиальных сегментов. Из приведенного выше описания формирования в онтогенезе приорального региона криноидей следует, что тегмен современных морских лилий представляет собой производное дна вестибулума, наружная часть которого, свод вестибулума, после разделения трещинами на пять лопастей и раскрытия, атрофируется вместе с оральными табличками.

Но у многих палеозойских морских лилий и некоторых современных оральные таблички не атрофируются, а, самостоятельно или вместе с другими табличками, образуют свод, под которым проходят пищесборные желобки вместе с радиальными амбулакральными каналами. Эти желобки заходят либо под сомкнутый свод оральных табличек, как, например, у палеозойского *Harpocrinites*, либо проходят между оральными табличками, прикрытые сверху покровными табличками, как у современной морской лилии *Hyocrinus* (рис. 5). Под желобками скелет обычно отсутствует. Но есть и исключения – гибокриниды и протокриниды.

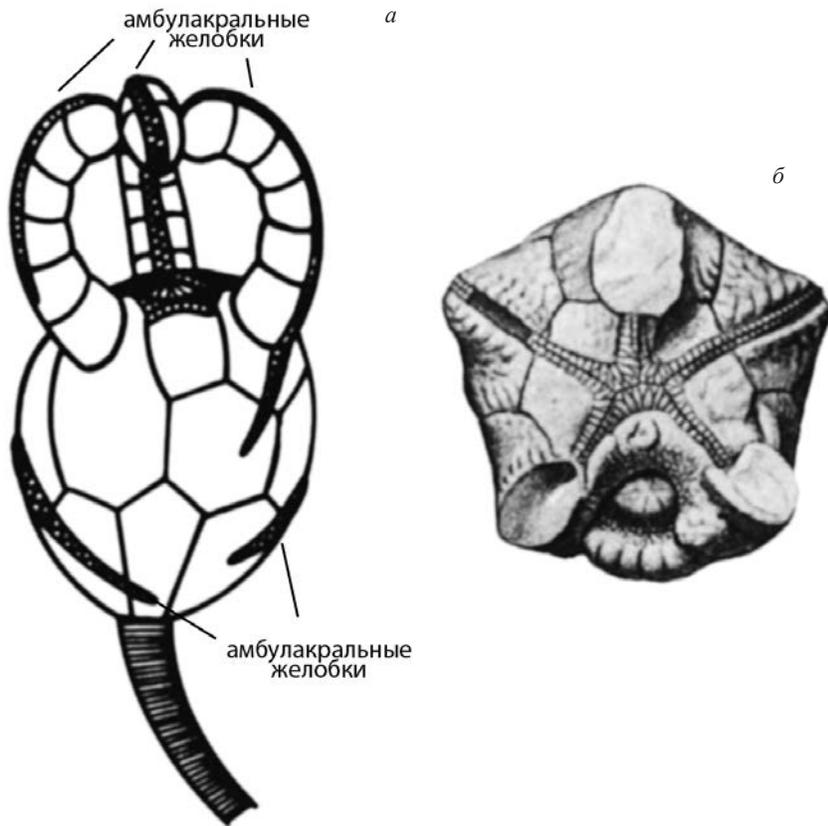


Рис. 6. Гибокринидия морская лилия *Hybocystites*: схема распространения амбулакральных каналов по поверхности чашечки (а) (по: Sprinkle J., Moore R.C. 1978) и тегмен с радиальными желобками, вид сверху (б) (по: Springer, 1911).

У гибокринид пищеворный желобок подходит ко рту над тегменом, опираясь на специальный скелет из двурядных табличек, выстилающих дно амбулакра, а радиальный амбулакральнй канал идет к амбулакральному кольцу под тегменом. Пищеворный желобок, начинаясь непосредственно у рта, соединяется с амбулакральным радиальным каналом в единую руку непосредственно близ ее начала, там, где она отходит от теки между аборальной чашечкой и тегменом. Это хорошо видно, например, у ордовикского *Hybocystites* (рис. 6), на что обратил внимание Спринкл (Sprinkle, 1973). У протокринид пищеворный желобок не только в тегмене, но и в руках с их скелетом из однорядных брахиальных табличек непосредственно опирается на специальные выстилающие дно амбулакра таблички.



Рис. 7. Схема расположения радиального амбулакального канала в пищеворной системе у бластозойных иглокожих, базальных и дериватных криноидей (по: Guensberg et al., 2010) и предлагаемая здесь интерпретация.

(Guensberg et al., 2010). В полости между этими табличками и брахиалью протягивались, очевидно, выросты правого и левого целомов и другие системы органов, в том числе и радиальный амбулакальный канал. Об этом свидетельствуют поры между выстилающими дно амбулакров табличками. Эти поры, видимо, служили для выхода щупалец радиального канала в пищеворные каналы (рис. 7).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РУК И БРАХИОЛ

Брахиолы

Брахиолы отходят от пищеворного желобка, протягивающегося по поверхности скелета теки. В месте отхождения брахиолы располагается фасетка для ее прикрепления, и подходящий к ней пищеворный желобок протягивается дальше вдоль брахиолы. Брахиолы почти всегда двурядные, построенные чередующимися справа и слева брахиолярными табличками, образующими канал для опоры пищеворного желобка, прикрытый сверху покровными табличками, тоже двурядными, иногда с дополнительными рядами табличек между осевыми рядами и краями желобка (рис. 8б).

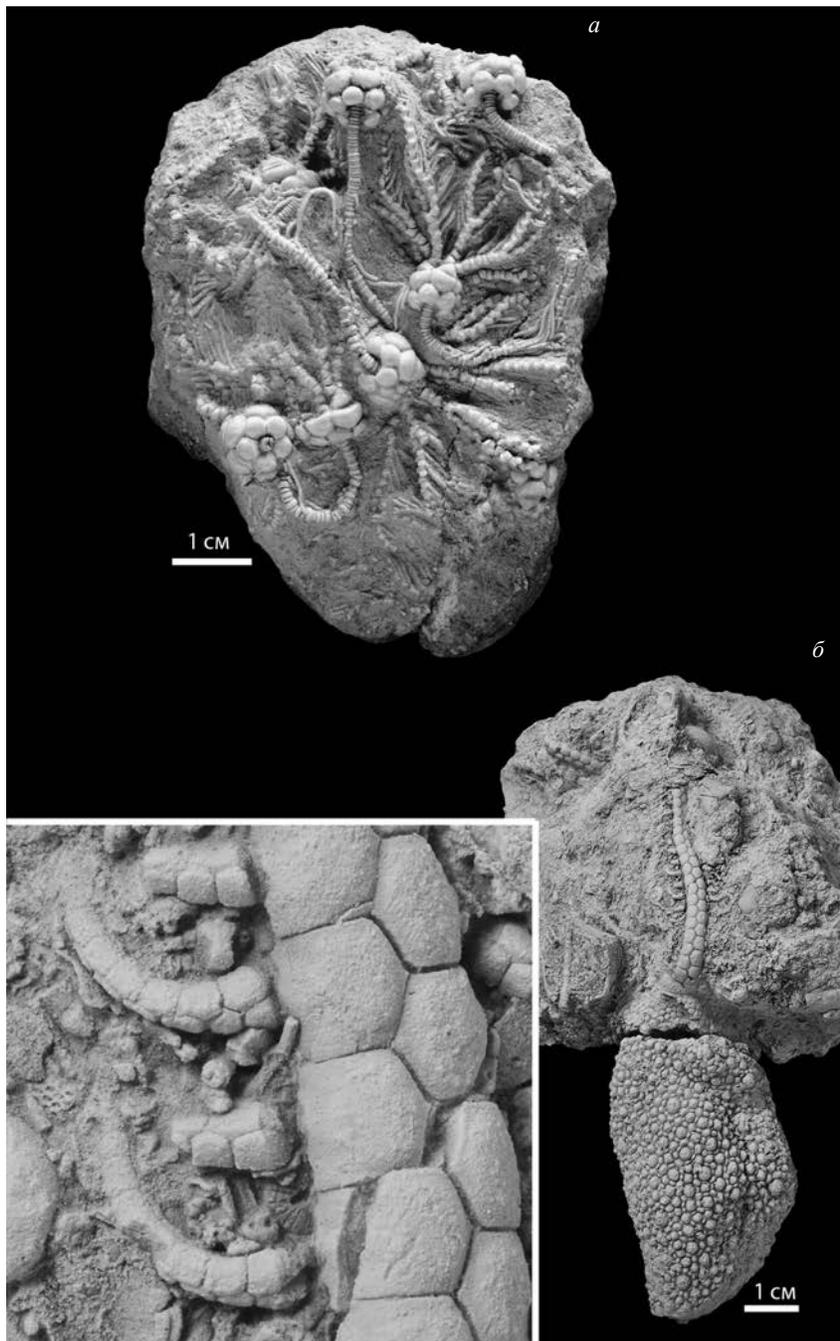


Рис. 8. Пиннуляция у каменноугольной морской лилий *Miatschkovocrinus trautscholdi* и у ордовикской паракриноидеи *Achradocystites* sp. (общий вид брахиолы и деталь строения).

Отсутствие у всех бластозойных иглокожих специального отверстия для выхода амбулакрального канала и соединения его с амбулакральным желобком дало возможность Спринклу (Sprinkle, 1973) предположить, что у них в пищевборных желобках и брахиолах отсутствовал радиальный амбулакральный канал. По его мнению, в пользу такого предположения говорит и очень маленькая глубина пищевборного канала. Но если мы посмотрим на строение руки современной морской лилии, то увидим, что большую часть руки занимают мускулы. Поэтому при отсутствии мускулов в типичных брахиолах соотношение размеров диаметров опорного скелета, пищевборного желобка и радиального амбулакрального каналов у рук и брахиол вполне сопоставимо.

В любом случае, у бластозойных иглокожих имеется гидропора, свиdetельствующая о наличии у них амбулакрального кольца, от которого должны были отходить радиальные каналы, формирующие щупальца. Эти щупальца должны были выходить наружу. Единственным возможным местом для выхода первичных щупалец наружу у бластозойных иглокожих могли быть ближайшие окрестности рта у начала пищевборных желобков. В этом случае нет никаких оснований полагать, что они не могли протягиваться далее в пищевборные желобки. Более того, наличие щупалец с амбулакральным каналом внутри пищевборного желобка доказывает морфофункциональный анализ.

Действительно, если нет амбулакрального канала, то нет и отходящих от него щупалец, с помощью которых животные могли бы улавливать пищевые частицы. Тогда остается предположить, что по пищевборным каналам подгонялась вода с пищевыми частицами, где у рта они могли бы отфильтровываться с помощью, например, околоротовых щупалец. Но в этом случае должно быть устройство для отвода воды после ее процеживания. Но такого устройства нет. Поэтому функционирование брахиол без радиального канала с его щупальцами, вылавливающими пищевые частицы из тока воды, невозможно. Поэтому нет основания для предположения об отсутствии полноценного радиального амбулакрального канала в брахиолах. Для его соединения с пищевборным желобком имеется только единственное место непосредственно вокруг рта. Эти рассуждения приводят к заключению, что радиальный амбулакральный канал у бластозойных иглокожих мог выходить на поверхность теки только непосредственно около рта в перистомной области, после чего протягивался по наружной поверхности теки и переходил в брахиолы.

Брахиольная пищевборная система может быть по сложности (ветвлению, наличию пиннуляции) сравнима (рис. 8) с системой рук криноидей (Sprinkle et al., 2011). Поэтому, для обеспечения роста и жизнедеятельности брахиольной системы в них, кроме радиальных амбулакральных каналов, хотя бы одна из нервных систем, а также целомические и крове-

носные каналы для питания мягких частей брахиол, а также специальная мезенхимная ткань для построения скелета. Тонкие продольные каналы, протягивающиеся по дну скелета желобка брахиол у некоторых бластозой, подтверждают этот вывод. Поэтому объяснение сходства и различий между брахиольной системой бластозойных иглокожих и системой рук криноидей следует искать не столько в наличии или отсутствии у них тех или иных элементов мягких тканей, сколько в их морфогенезе.

Сравнение рук и брахиол

Морфологически руки и брахиолы могут быть весьма сходны. И те, и другие могут быть однорядными и двурядными, могут быть ветвящимися и не ветвиться, иметь пиннулы и быть без пиннул. Но акценты в морфологических особенностях, частота в их морфологическом спектре разные: то, что обычно для рук криноидей, в морфологии брахиольной пищевоборной системы является необычным. Например, пиннуляция характерна для многих морских лилий и редко встречается среди бластозойных иглокожих.

Различия между ними заключаются, прежде всего, в четырех важных особенностях: 1) амбулакральный радиальный канал у брахиол на всем протяжении является внешним по отношению к скелету теки, так как проходит снаружи теки, протягиваясь по ее поверхности (рис. 1б). У рук он является внутренним, так как проходит под тегменом до места вхождения в руки. Как показывает строение рук ордовикских протокриноид, радиальный канал в руках мог быть исходно внутренним, располагающимся под выстилающими дно амбулакра табличками (рис. 7). 2) В брахиолах не было гонад и продолжения полового тяжа, тогда как у морских лилий гонада была в руках или пиннулах, хотя, возможно, у палеозойских криноидей она располагалась в ином месте, возможно, в анальном мешке, тесно связанном в своем происхождении с ответвлением руки С. Об этом различии свидетельствует присутствие специальной гонопоры у бластозойных иглокожих и ее отсутствие у криноидей. 3) Исходная двурядность опорного скелета брахиол контрастирует с первичной однорядностью рук криноидей. 4) Средний диаметр пищевоборного желобка морских лилий обычно значительно больше, почти на порядок, такового криноидей. Это могло быть связано с приспособлением к питанию более мелкими пищевыми частицами.

Черты сходства в морфологии рук и брахиол можно объяснить единой моделью их роста, основанной на исходной организующей роли радиального амбулакрального канала, а различия – особенностями развития зачатков амбулакрального канала, вестибулума и тегмена в онтогенезе по отношению друг к другу и развитию скелета теки, прежде всего, во времени. Перемещение гонады из полости теки в руки могло быть обусловлено перемещением будущих половых клеток из осевого комплекса в руки сначала для выхода половых продуктов через них наружу, а потом и для созревания.

Морфофункциональное соединение радиального амбулакрального канала и пищевого желобка произошло на ранней стадии эволюционного развития иглокожих и определялось, видимо, доминирующей ролью и моделью развития амбулакрального радиального канала. Другими словами, все исходные особенности рук криноидей и брахиол остальных пельматозойных иглокожих, включая развитие скелета, организовывались моделью развития радиального амбулакрального канала, который в терминах биологии развития можно назвать эмбриональным индуктором, или организатором, индуцирующим развитие руки. Рассмотрим это положение подробнее.

ФЕНОМЕН ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ИНДУКЦИИ

Эмбриональная индукция хорошо изучена на амфибиях, начиная с работ Шпемана, и подробно рассмотрена во многих современных справочниках и руководствах по биологии развития (Белоусов, 1993; Gilbert, 2010; Wolpert, Tickle, 2011). Под эмбриональной индукцией в этих работах понимается процесс воздействия одной эмбриональной области на другую, реагирующую область, в результате которого последняя меняет направление своего морфогенеза и дифференцировки. Шпеман, выявивший этот процесс у амфибий, использовал термин не индукции, а организации, а индуктор называл организатором, или организационным центром (Gilbert, 2010). Как показали разнообразные опыты по пересадке индуктора, не каждая ткань способна реагировать на индуктор, а только эмбриональный материал, обладающей компетенцией. Под ней понимают способность эмбрионального материала отвечать на различного рода влияния изменением своей презумптивной судьбы.

Среди индуктивных взаимодействий различают два главных способа, инструктивный и перmissive (Белоусов 1993; Gilbert, 2010). При инструктивной индукции сигнал из индуцирующей ткани необходим для активации соответствующего гена в реагирующей области, без которого она не будет дифференцироваться в необходимом направлении. При перmissive взаимодействии реагирующая ткань уже готова к дифференцировке и ждет для ее начала только сигнала из окружающей среды, чтобы подтолкнуть клетки отвечающей ткани на этот путь дифференцировки (Gilbert, 2010).

Можно предположить, что индукция в историческом развитии первоначально была инструктивной, а ее роль на этой стадии заключалась, видимо, в организации согласованного и последовательного развития частей организма или зачатков органов, обладающих свойствами модулярности. Поэтому можно предположить, что исходно развитие радиальных каналов гидроцеля навязывало собственную модель развития окружавшим его структурам, прежде всего, опорному скелету и определяло многие особенности их развития. Для этого ткани возникающего опорного скелета должны были обладать соответствующей компетенцией, то есть способно-

стью правильно реагировать на посылаемые сигналы. Такой компетенцией на ранних этапах развития могли обладать самые разные регионы скелета, на которые могла опираться амбулакральная система, что мы можем видеть при необычном разрастании пищеборного желобка на несвойственные для его расположения районы скелета, например, на стебель у некоторых гибокринид и паракриноидей. В дальнейшем развитие скелета могло быть более автономным, а индукция из директивной становилась пермиссивной. Видимо, поэтому в развитии многих современных животных, как отмечает Белоусов (1993, с. 203), «большинство индукционных процессов при органогенезах относят к категории пермиссивных индукций, т.е. таких, где индуктор осуществляет лишь запуск того дифференцировочного процесса, который заранее предопределен свойствами самой индуцируемой ткани». Исходя из предположения об организующей роли в развитии скелета радиального амбулакрального канала, можно выявить черты сходства и различий в моделях и возможностях роста и эволюционного развития рук и брахиол, а также обосновать модель перехода от брахиольной пищеборной системы к криноидной системе, от брахиол к рукам.

СРАВНЕНИЕ МОДЕЛИ РОСТА АМБУЛАКРАЛЬНОГО РАДИАЛЬНОГО КАНАЛА, СКЕЛЕТА РУК И БРАХИОЛ

Амбулакральный радиальный канал у криноидей имеет апикальную зону роста из эпидермальных клеток. От этой зоны, поочередно справа и слева, ответвляются триады щупалец. Рядом с каждой триадой щупалец на краю пищеборного желобка появляются складки эпителиальной ткани, лапеты, несущие покровную амбулакральную табличку (иногда и адамбулакральную). Таким образом, расположение покровных амбулакральных табличек соответствует расположению триад щупалец и модели развития радиального канала. Одновременно появляются однорядные брахиали, на протяжении каждой из которых располагается несколько, три-четыре, триад щупалец.

У современной морской лилии *Antedon*, начиная с седьмой-восьмой брахиали появляются пиннулы. Затем пиннулы появляются и на более проксимальных брахиолях. Такой порядок появления пиннул в проксимальной части рук может свидетельствовать о том, что некоторые щупальца, по одной из дистальных на каждой брахиали, могут развиваться в пиннулы. В пользу такого предположения свидетельствует также и более позднее развитие специализированных пиннул на тегмене.

Ветвление рук может происходить терминально, разделением зоны роста на две, или развитием уже сформированных пиннул в настоящую ветвь руки, несущую новые пиннулы.

Особенности роста и ветвления радиальных амбулакральных каналов у морских лилий, как и у других иглокожих, можно рассматривать как модель, организующую развитие аксиального скелета, а затем и некоторых

частей исходно экстраксиального скелета. Единая модель роста радиальных каналов амбулакальной системы и аксиального скелета хорошо вырисовывается при анализе морфологии скелета многих групп иглокожих. Например, покровные таблички пельматозойных иглокожих, как и амбулакральные таблички морских ежей, появляются не просто апикально, а поочередно справа и слева от его плоскости симметрии. Поэтому в таком двурядном амбулакре таблички чередуются: центры табличек одного ряда расположены против швов табличек другого ряда. После появления табличек по такой модели они все постепенно увеличиваются в размерах по мере роста животного. Эта модель роста та же самая, что и у радиального амбулакального канала криноидей и морских ежей – растет терминальное щупальце, а от него поочередно справа и слева отпочковываются амбулакральные ножки. Такую модель роста можно назвать моделью апикального сериального энантиоморфного моноподиального ветвления, потому что амбулакральные ножки, а тем более, щупальца, с морфогенетической точки зрения представляют собой ответвления радиального канала. Это, видимо, был исходный тип ветвления радиальных каналов, который первоначально индуцировал подобную терминальную модель роста окружающего их скелета, преобладающую, хотя и не единственную среди метамерных структур скелета иглокожих. В дальнейшем рост аксиального скелета мог становиться менее зависимым от индуцирующего влияния радиального амбулакального канала. Об этом, например, свидетельствует опережение появления амбулакральных табличек морских ежей развития амбулакального канала и табличек рук у современных морских лилий раньше вставания в них амбулакральных щупалец. Радиальные амбулакральные каналы иглокожих отходят от амбулакального кольца и протягиваются вдоль скелета, располагаясь под ним или над ним. Когда они протягиваются по поверхности скелета, то формируют пищесборный желобок с покровными табличками. Дно желобка может иметь специальный скелет, составляющий часть общего скелета, или протягиваться по поверхности неспециализированного скелета, иногда формируя на его поверхности дополнительный скелет, как, например, у некоторых паракриноидей и морских лилий гибокринид. У бластозойных иглокожих радиальный амбулакальный канал способен выходить за пределы теки, так как обычно не имеет ограничивающих его рост терминальных табличек, и может ветвиться, индуцируя развитие пищесборных выростов, отходящих от основного ствола, брахиол, сложенных двурядным продолжением выстилающих дно амбулакра в пределах теки табличек или организуя образование опорных брахиолярий заново.

У брахиол формирование покровных табличек и брахиолярий опорного скелета происходит по единой модели, но в разном масштабе: покровные таблички, видимо, соответствуют отходящим от радиального канала

триадам щупалец, а размер брахиолярий в три-семь раз больше. Тем не менее, в «руке» солют и некоторых экриноидей мы наблюдаем одинаковые размеры опорных и покровных табличек (Rozhnov, 2015, fig. 2, plates 1, 2). У однорядных рук морских лилий модель роста брахиалей кажется несколько иной, просто терминальной без энантиморфизма. Но при наличии пиннул сразу выявляется энантиморфизм в их расположении (рис. 8).

Сравнение брахиольной системы и криноидной системы рук требует сравнения морфологии и развития тегмена у криноидей с системой табличек околоротовой части теки бластозойных иглокожих. Как было показано выше, у современных морских лилий формирование тегмена обычно связано с дном замкнутого вестибулума, а его свод формирует лопасти с оральными табличками, которые либо редуцируются, либо образуют скелетизированный тегмен, особенно характерный для палеозойских морских лилий. Именно благодаря замыканию вестибулума и появлению вестибулярной полости радиальные амбулакральные каналы у криноидей оказываются исходно внутри теки, а границы свода вестибулярной полости оказываются у взрослых криноидей границами тегмена (рис. 4a). Можно уверенно предположить, что у бластозойных иглокожих радиальные амбулакральные каналы развивались не внутри замкнутой полости, подобной вестибулярной у криноидей, а как-то иначе. Поэтому реконструкция развития околоротовой части личинки бластозойных иглокожих является ключевой проблемой для обоснования возможности перестройки экзотекальной брахиольной системы бластозойных иглокожих в эндотекальные криноидные руки.

Обособление околоротовой части и ее перемещение с переднего конца на задний (верхний) конец личинки бластозойных иглокожих доказывается существованием у многих из них аберрантных закономерно искривленных тек, обусловленных задержкой процесса элевации (Рожнов, 2012; Rozhnov, 1998, 2002). Очевидно, что это обособление заключалось, по крайней мере, в появлении выпячивания в месте будущего рта стенки тела навстречу зачатку кишки для образования эктодермального пищевода. Несомненно, что зачаток пищевода прорастал формирующееся кольцо гидроцеля, которое у взрослых бластозойных иглокожих не обязательно должно было быть полностью замкнутым. От кольца гидроцеля отходили зачатки амбулакральных радиальных каналов, которые, выпячивая прилегающую ко рту эктодерму, образовывали вокруг него первичные амбулакральные щупальца. Эти щупальца возникали, видимо, сначала в виде трех лопастей, две из которых вскоре делились вместе с заключенными в них амбулакральными каналами на две, формируя характерную пятилучевую симметрию типа 2-1-2, при которой амбулакры BC и DE морфогенетически связаны между собой (Rozhnov, 2002, 2012, 2014). Такой порядок появления амбулакров, видимо, определял симметрию и особенности расположения табличек в оральной области, так как в соответствии с симметрией первичных амбулакров и одновременно

с ними, видимо, появлялись оральные таблички и первичные оральные покровные таблички (по терминологии К. Самрала (Sumrall, 2010): сначала три больших и затем две чуть меньшего размера. В генерализованном варианте оральной области (Kammer et al., 2015; Sumrall, 2010) оральная табличка CD разделена швом, проходящим через гидropору, на две.

Видимо, из-за отсутствия вестибулума у бластозойных иглокожих, первичные амбулакральные щупальца оказывались снаружи скелета теки (рис. 4б). При таком подходе основным различием между кринозойными и бластозойными иглокожими оказывается присутствие или отсутствие у них в онтогенезе замкнутого вестибулума. Соответственно, замкнутость вестибулума могла развиваться постепенно появлением и разрастанием складок, несущих оральные таблички. В пользу этого предположения свидетельствует, видимо, появление особой околоротовой полости у некоторых паракриноидей (Parsley, Mintz, 1975), некоторое подобие тегмена у *Rhipidocystis*, судя по его широко открытой перистомальной части и особенностям отхождения брахиол, а также, например, хорошо обособленный тегмен у эокриноидеи *Ridersia*.

При формировании полости вестибулума и появлении его свода первичные амбулакральные щупальца оказывались внутри скелета теки. Сближаясь на ранних стадиях развития скелета с проксимальными табличками теки, первичные амбулакральные щупальца с радиальным каналом внутри могли, видимо, индуцировать для опоры сериальный рост подобных табличек вместе с прилегающими мягкими тканями и целомами. Так могли появиться руки морских лилий. При этом одновременно могло продолжаться формирование выстилающих дно амбулакров табличек, как у раннеордовикских протокринитид, или дополнительных боковых рядов табличек по краям основной однорядной серии, как у необычной диплопоридной цистоидеи *Eumorphocystis* из ордовика Северной Америки. Это свидетельствует о возможности параллельного появления рук и рукоподобных пищесборных выростов в нескольких группах бластозойных иглокожих. Ослабление индуцирующей роли радиального канала приводит иногда к перестройке двурядных брахиол в однорядные, как у *Rhipidocystis*.

Все разнообразные модификации пищесборной амбулакральной системы пельматозойных иглокожих ограничены запретом на прямое нарушение сериального моноподиального ветвления аксиального скелета, согласно которому в одном метамере может быть только одно ответвление. Особенно ярко это проявляется в процессе пиннуляции – возникновении маленьких неветвящихся веточек на основной ветви. Этот процесс однотипно проявляется у всех пельматозойных иглокожих (рис. 8).

Можно предположить, что в филогенезе зачаток сначала проходит фазу зависимой дифференцировки, при которой его судьба зависит от индукторов и других внешних относительно зачатка условий окружения. Поэтому у раннепалеозойских морских лилий можно наблюдать подобную фазу

в развитии скелета пищеворной амбулакральной системы. Особенно четко это можно видеть в разнообразии строения рук у ордовикских морских лилий гибокринид. У рода *Hybocystites* пищеворный желобок отходит непосредственно от ротового отверстия, проходит по поверхности тегмена между оральными табличками, доходит до радиальных табличек, где соединяется с радиальным амбулакральным каналом, входящим в него через специальное отверстие (рис. 6). Далее судьба объединенной пищеворной системы различная в триаде и диаде радиусов: в радиусах А, С, D пищеворные каналы переходят на поддерживающий скелет простых однорядных рук, протягиваются по их оральной стороне и могут переходить на их адоральную сторону. В радиусах В, Е они перегибаются на наружную поверхность чашечки, стелются по ней и иногда протягиваются на стебель. У рода *Tripatocrinus* рук вообще нет, и в трех радиусах А, С, D пищеворные желобки стелются по наружной поверхности теки, а в двух радиусах они вообще отсутствуют. У рода *Cornucrinus* вместо метамерного скелета рук в трех радиусах развиты длинные выросты радиальных табличек, поддерживающие пищеворные желобки. У *Hybocrinus* и *Horlocrinus* простые неветвящиеся руки развиты во всех пяти радиусах.

Следует обратить внимание, что у гибокринид пищеворные желобки, протягивающиеся по тегмену, имеют двурядные покровные таблички, хотя непосредственно под ними не проходил радиальный амбулакральный канал (Sprinkle, 1973). Это может свидетельствовать о том, что руки гибокринид возникли не заново, а на основе предковой брахиольной системы, в которой амбулакральный канал и пищеворный желобок встречались непосредственно у рта.

При таком подходе конкретизируется связь между аксиальным скелетом и гидроцелем в предложенной Дэвидом и Муи экстраксиальной-аксиальной теории гомологии скелета иглокожих: в состав аксиального скелета входят все скелетные элементы, расположение которых организуется индукционным влиянием радиальных амбулакральных каналов. Остальные скелетные элементы составляют экстраксиальный скелет. Рассмотрим это детальнее у пельматозойных иглокожих.

РОЛЬ ГИДРОЦЕЛЯ В РАЗВИТИИ АРХИТЕКТУРЫ СКЕЛЕТА И ЭКСТРАКСИАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ ДЭВИДА И МУИ

Выше мы обосновали возможную организующую роль амбулакральных радиальных щупалец, отходящих от гидроцеля, в филогенетически исходном развитии скелета рук и брахиол. Но организующая роль гидроцеля не ограничивается только влиянием его радиальных выростов на осевые структуры скелета. Оно распространяется и на другие части скелета пельматозойных иглокожих, определяя, например, их пятилучевую симметрию благодаря пентамерии амбулакрального кольца. Полу-

ченные выводы можно применить для конкретизации экстраксилярной-аксиллярной теории (ЭАТ), предложенной Б. Дэвидом и Р. Муи (David, Mooi, 1998; Mooi, David, 1997, 2008).

Они разделили скелет иглокожих на аксиальный, тесно связанный в своем развитии с левым средним целомом, гидроцелем, и экстраксиальный, более тесно связанный с правым и левым соматоцелем, формирующими почти всю остальную часть тела. Такое разделение скелета было основано, прежде всего, на различном типе роста этих частей скелета. В аксиальном скелете скелетные элементы добавляются терминально, причем, согласно правилу окулярных табличек, около проксимального края специальной таблички, называемой окулярной у морских ежей и терминальной у морских звезд. Авторы ЭАТ придают этим табличкам особое значение и полагают, что зона, соответствующая этим табличкам, имеется у всех иглокожих, но не всегда она известна. Действительно, подобная зона есть у всех иглокожих и представляет собой ростовую зону вокруг дистального конца радиального амбулакрального канала, бластему. Терминальные таблички же, когда они имеются, выполняют другую функцию – ограничивают рост сериального амбулакрального скелета пределами скелета панциря морских ежей, тела морских звезд или теки других иглокожих. Поэтому терминальные таблички имеются только у тех иглокожих, амбулакры у которых не выходят за пределы теки или панциря. В различных выростах амбулакральной системы, таких как руки морских лилий или брахиолы бластозойных иглокожих, терминальные таблички отсутствуют, что позволяет им иметь неограниченный апикальный рост и дает возможность дистально ветвиться.

ЭАТ жестко разделяет аксиальный и экстраксиальный скелеты, и не учитывает важность для морфогенеза организующей роли гидроцеля, которая распространяется не только на аксиальный, но и на экстраксиальный скелет. Его организующая роль ярко проявляется в онтогенезе и в филогенезе. Поэтому гидроцель и его производные, прежде всего радиальные амбулакральные каналы, можно рассматривать как организаторы, последовательно индуцирующие целую серию следующих друг за другом индуктивных событий, включая развитие архитектуры скелета. Здесь можно провести аналогию с дорсальной губой бластопора и ее производными, хордой и прехордальной мезодермой у позвоночных.

Экстраксиальный скелет согласно Муи и Дэвиду (Mooi, David, 1997) разделяется у иглокожих на перфорированный и неперфорированный. Перфорированный включает ту часть скелета, в которой находятся ротовое отверстие, анус, гидропора, гонопора и шовные поры. Неперфорированный – остальная часть экстраксиального скелета. Авторы этой теории полагают, что перфорированный скелет теснее связан с левым соматоцелем, а неперфорированный – с правым соматоцелем. Критерии для такого разделения нечеткие, потому что не определен характер свя-

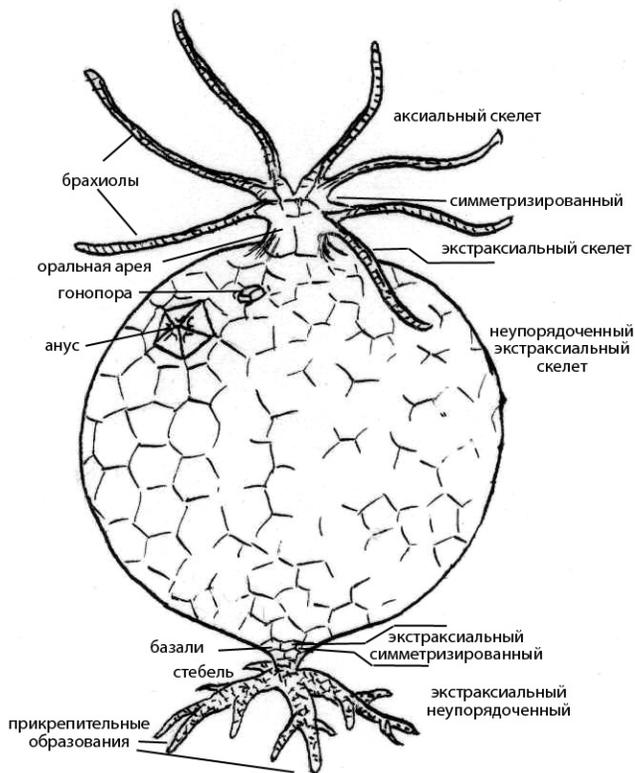


Рис. 9. Разделение скелета иглокожих на аксиальный, экстраксиальный симметризованный и неупорядоченный на примере *Echinospaerites* (рисунок С. Терентьева).

зи частей скелета с целомами. Это касается и связи аксиального скелета с гидроцелем. Поддерживая разделение скелета иглокожих на аксиальный и экстраксиальный, я предлагаю конкретный критерий для подобного разделения. Аксиальный скелет здесь определяется как часть скелета иглокожих, исходно сформировавшаяся под организующим влиянием радиального амбулакрального канала. С этой точки зрения весь скелет руки криноидей, оральный и адоральный, является аксиальным. Аксиальный скелет характеризуется терминальным ростом, сходным по своей модели с ростом амбулакрального радиального канала. Остальной скелет является экстраксиальным. Его можно разделить на две части. В одной части аранжировка скелетных элементов находится под непосредственным или косвенным организующим влиянием гидроцеля, который определяет, прежде всего, симметрию расположения скелетных элементов экстраксиального скелета. Эту часть экстраксиального скелета можно назвать симметризованным (symmetrized). Остальную часть экстраксиального скелета можно назвать неупорядоченной (unregulated) (рис. 9).

В скелете пельматозойных иглокожих такое разделение можно конкретизировать некоторыми примерами:

Аксиальный скелет: оральный и аборальный скелеты рук криноидей, амбулакры на тегмене криноидей, фиксированные руки у камерат, брахиолы и скелет, когда имеется, брахиолонесущих амбулакров у бластозойных иглокожих.

Экстраксиальный скелет симметризованный – это оральные таблички на тегмене криноидей и их аборальный скелет, тека большинства цистоидей, эокриноидей и паракриноидей с упорядоченно расположенными табличками и др.

Экстраксиальный скелет неупорядоченный – между радиальными и базальными у камератных акрокринид, скелет теки у примитивных эокриноидей, скелет теки между оральными и базальными у некоторых бластозойных иглокожих, например, *Achradocystites*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предположение о первичной организующей роли радиальных амбулакральных каналов окружающего их скелета объясняет сходство в модели построения скелета брахиольной пищесборной системы бластозой и системы рук кринозой, основанной на апикальном росте радиальных выростов гидроцеля с энантиоморфно смещенным ответвлением триад амбулакральных щупалец. Различие в расположении брахиол и рук относительно теки (экзотекальном и эндотекальном) связано с формированием первичных амбулакральных щупалец непосредственно на поверхности тела у большинства бластозой и в особой закрытой вестибулярной полости, образованной срастанием складок вокруг развивающегося рта, у криноидей. Поэтому амбулакры с брахиолами бластозой исходно оказывались на поверхности тела развивающейся личинки и распространялись после этого непосредственно по наружной поверхности возникающего вокруг них скелета. Опорный скелет брахиол возникал как ответвление выстилающих дно амбулакра табличек, когда они имелись, или формировались аналогично им как новообразование вне теки. Опорный скелет рук, брахиали, возникал как сериальный рост расположенных радиально табличек на границе аборального скелета и тегмена, формирующегося благодаря появлению вестибулума. Среди паракриноидей имеются формы с промежуточным, неполностью закрытым вестибулумом, выраженного в скелете в виде дополнительной полости в скелете вокруг рта.

Роль гидроцеля и его радиальных амбулакральных выростов как организатора аранжировки скелетных элементов иглокожих позволяет конкретизировать принцип разделения скелета на аксиальную и экстраксиальную части, предложенного Дэвидом и Муи. Аксиальным является скелет, модель развития которого сформировалась под организующим влиянием

радиальных амбулакральных каналов. Остальной скелет является экстраксиальным. Его можно подразделить на симметризованный экстраксиальный скелет, аранжированный под прямым или опосредованным организующим действием гидроцеля, и неупорядоченный, несимметризованный, не связанный исходно с влиянием гидроцеля. Такое разделение скелета имеет свое морфологическое выражение и может быть распространено на всех иглокожих.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, № 15-04-08315. Автор признателен Г.В. Миранцеву и С. Терентьеву за предоставленные фотографии и рисунок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В.* 1993. Основы общей эмбриологии // Изд-во Московск. ун-та. 303 с.
- Иванова-Казас О.М.* 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 166 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.
- Рожнов С.В.* 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. Март-апрель 2012. С. 203–212.
- Amemiya S., Omori A., Tsurugaya T. et al.* 2016. Early stalked stages in ontogeny of the living isocrinid sea lily *Metacrinus rotundus* // *Acta Zool. (Stockholm)*. N 97. P. 102–116.
- Barrois J.* 1888. Development de la comatule (*C. mediterranea*) // *Rec. zool. Suis*. 8. P. 477–484.
- Breimer A.* 1978. Recent crinoids. Treatise on invertebrate paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Geol. soc. Amer., Univ. Kansas press. V. 1. P. T9–T58.
- 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, proc. 9 intern. echinoderm. conf. A.A. Balkema, Rotterdam. P. 21–28.
- David B., Mooi R.* 2014. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes. *Evodevo* 5, 22. (doi:10.1186/2041- 9139-5-22)
- Engle S.* 2013. Ultrastructure and development of the body cavities in *Antedon bifida* (Pennant, 1777) (Comatulida, Crinoidea). Unpublished PhD thesis. See http://edocs.fu-berlin.de/diss/receive/FUDISS_thesis_000000040355
- Gilbert S.F.* 2010. Developmental biology. 9 ed. 711 p.
- Gislén T.* 1924. Echinoderm studies // *Zool. Bidrag Fran, Uppsala*. V. 9. P. 1–316.
- Guensburg T.E., Mooi R., Sprinkle J. et al.* 2010. Pelmatozoan arms from the mid-Cambrian of Australia: bridging the gap between brachioles and brachials? Comment: there is no bridge // *Lethaia*. V. 43. P. 432–440.
- Hyman L.H.* 1955. The invertebrates: echinodermata. N-Y, McGraw-Hill.

- Kammer T.W., Bartels C., Ausich W.I.* 2015. Presumed postlarval pentacrinoids from the Lower Devonian Hunsrück Slate. Berlin, Germany. Lethaia.
- Meyer D.L.* 1982. Food and feeding mechanisms: Crinozoa / Eds M. Jangoux, J.M. Lawrence. Echinoderm Nutrition. Balkema, Rotterdam. P. 25–42.
- Mooi R., David B.* 1997. Skeletal homologies of echinoderms // Paleontol. soc. pap. V. 3. P. 305–335.
- Mooi R., David B.* 2008. Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm Hox genes // Ann. rev. ecol. evol. syst. N 39. P. 43–62.
- Nichols D.* 1966. Functional morphology of the water-vascular system. Ch. 9 / Ed. R.A. Bologoitian. Physiology of Echinodermata. N-Y, London, Sydney. Interscience publ. P. 219–244.
- Parsley R.L., Mintz L.W.* 1975. North American Paracrinoide: (Ordovician: Paracrinozoa, new, Echinodermata) // Bull. Amer. paleontol. V. 68 (288). P. 1–115.
- Rozhnov S.V.* 1998. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony / Echinoderm res. Rotterdam: 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. N 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V.* 2012. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the echinoderms // Paleontol. j. V. 46. N 8. P. 780–792.
- Rozhnov S.V.* 2014. Symmetry of echinoderms: From initial bilaterally-asymmetric metamerism to pentaradiality // Nat. sci. V. 6. N 4. P. 171–183; <http://dx.doi.org/10.4236/ns.2014.64021>
- Rozhnov S.V.* 2015. Modularity and heterochronies in the evolution of Metazoa: paleontological aspect // Paleontol. j. V. 49. N 14. P. 1546–1560.
- Springer F.* 1926. American Silurian crinoids // Smithson. inst. Publ. 2871. P. 1–239.
- Springer F.* 1911. On a Trenton echinoderm fauna at Kirk-field, Ontario // Can. geol. surv. mem. 15. 68 p.
- Sprinkle J.* 1973. Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms // Harvard univ. mus. comp. zool. Spec. publ. 283 p.
- Sprinkle J., Moore R.C.* 1978. Hybocrinida. Treatise on invertebrate paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Geol. soc. Amer. Univ. Kansas press. V. 2. P. T564–T574.
- Sprinkle J., Parsley R. L., Zhao Y., Peng J.* 2011. Revision of lycrystid eocrinoids from the Middle Cambrian of South China and Western Laurentia // J. paleontol. V. 85 (2). P. 250–255.
- Sumral C.D.* 2010. A model for elemental homology for the peristome and ambulacra in blastozoan echinoderms / Eds L.G. Harris, S.A. Böttger, C.W. Walker, M.P. Les-ser. Echinoderms. Durham, CRC Press, London. P. 269–276.
- Thompson W.* 1865. On the embryology of *Antedon rosaceus* // Philos. trans. roy. soc. London. V. 155. P. 513–544.

- Ubaghs G.* 1978. Skeletal morphology of fossil crinoids. Treatise on invertebrate paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Geol. soc. Amer. Univ. Kansas press. V. 1. P. T58–T216.
- Wolpert L., Tickle Ch.* 2011. Principles of development. 4 ed. Oxford: Oxford univ. press. 616 p.

Food-gathering appendages of pelmatozoan echinoderms: morphogenetic potentiality and restriction

S.V. Rozhnov

A similarity in pattern of skeleton formation of brachioles food gathering system of Blastozoa and arms system of Crinozoa, that is expressed in apical growth with enantomorphous displacement of skeletal elements is explained by primary organizing role of radial ambulacral canal which have the same model of branch of ambulacral tentacles. A difference in a location of brachioles and arms relative to theca (exothecal and endothecal) is connected with a formation of primary ambulacrum tentacles directly on surface of the body for most of blastozoans and in a special closed vestibular cavity for crinoids. A supporting skeleton has been occurring as a branch of the plates which covered a bottom of ambulacrum when these tables were available, or they were forming similarly to them as a new formation outside of theca. A supporting skeleton of the arms, brachiales, has been occurring as a serial growth of the plates located radially on the boundary of aboral skeleton and tegmen which has been forming due to appearance of vestibulum. A suggestion about inductive and organizing an arrangement of skeletal elements role of hydrocele and its radial ambulacrum canal in a morphogenesis of echinoderms allows to concretize a principle of differentiation of a skeleton into axial and extraxial parts. Axial is a skeleton which development model has formed under organizing influence of radial ambulacrum canals. The rest of the skeleton is extraxial and subdivides into symmetrized, arranged under direct or indirect organizing effect of hydrocele, and unregulated, asymmetrized, one not caused initially by an influence of hydrocele.

Key words: Echinodermata, Pelmatozoa, Crinoidea, ambulacral system, axial skeleton, extraxial skeleton, embryonal induction, arms, brachioles.

УДК 575.833+593.96

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В ЭВОЛЮЦИИ КЛАССА ГОЛОТУРИЙ (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)

А.В. Смирнов

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

В статье проанализировано значение учета параллельно возникших признаков для построения системы класса голотурий. В качестве примеров недооценки параллельно возникших морфологических признаков приведена история выделения в системе голотурий отряда Dactylochirotida и система отряда Elasipodida. Рассмотрены такие параллельно возникшие в разных группах голотурий признаки как: усиление и редукция скелета; возникновение сходной формы тела; возникновение сходного строения щупалец, уменьшение числа щупалец с 12 до 10 в отряде Synaptida. На основании анализа морфологических и литературных молекулярно-генетических данных аргументируется перевод семейства Deimatidae из отряда Elasipodida в отряд Aspidochirotida. Высказано предположение что вогнутые склериты чашеобразной формы с тремя-пятью лучами встречающиеся в семействе Laetmogonidae (отряд Elasipodida) имеют педоморфное происхождение и представляют разросшиеся начальные стадии колес летмогонидного типа, а от этих склеритов, в свою очередь, могли произойти изогнутые крестообразные склериты свойственные семействам Elpidiidae и Psychropotidae.

Ключевые слова: параллелизм, педоморфоз, глоточное кольцо, склериты, голотурии, Elasipodida, Aspidochirotida, Dendrochirotida, Dactylochirotida, Deimatidae, Laetmogonidae, Vaneyellidae.

Голотурии – класс иглокожих имеющий педоморфное происхождение (David, Mooi 1996, 1998; Mooi, David, 1997; Смирнов, 2013, 2014; Smirnov, 2014, 2015). Благодаря педоморфозу голотуриям удалось «снять» груз предшествующей организации и освободиться, прежде всего, от ограничений,

накладываемых наличием массивного скелета, охватывающего все тело у остальных классов иглокожих. У голотурий скелет представлен лишь глоточным кольцом и микроскопическими склеритами, расположенными в стенке тела, щупальцах и, иногда, в стенках других внутренних органов. Склериты голотурий, несомненно, произошли педоморфным путем (Cuénot, 1948; Смирнов, 2014; Smirnov, 2015). Помимо редукции скелета изменения, обусловленные педоморфозом, привели к вторичному возникновению у голотурий эволютивного метаморфоза и к изменению в расположении радиальных каналов амбулакральной системы. Последнее, в свою очередь, вызвало изменения в месте закладки и способе развития эпиневральных нервных стволов и эпиневральных каналов (Смирнов, 2014; Smirnov, 2015). Приобретение эволютивного метаморфоза привело к усилению гетерохронии развития признаков, относящихся к разным координационным цепям, и к большей лабильности в эволюции морфо-анатомических структур и позволило голотуриям освоить большое количество различных биотопов. В настоящее время голотурии обитают на всех глубинах Мирового океана от литорали до ультраабиссали, при этом во многих глубоководных биоценозах они являются ведущими формами. Среди голотурий широко распространены не только формы, обитающие на поверхности грунта, но и зарывающиеся формы, то есть голотурии являются важной частью как эпифауны, так и инфауны. Многие голотурии приобрели способность к бентопелагическому и, даже, пелагическому (*Pelagothuria natatrix*) образу жизни (см., напр., Rogacheva et al., 2012). Освоение разными группами голотурий и в разное время сходных биотопов и приспособление к сходным условиям внешней среды и сходный образ жизни должно было привести и приводило к параллельному возникновению сходных морфологических черт. В первую очередь это затрагивало внешние морфологические признаки, такие как форма тела, строение щупалец, развитие прочного скелета, или, напротив, его редукция. Преобразования происходили также и во внутренней организации голотурий, что привело к параллельному возникновению ряда сходных черт анатомического строения. Педоморфоз не только привел к возникновению класса голотурий, но и имел большое значение в их эволюции, и среди современных голотурий нередко формы, возникшие путем педоморфоза (Смирнов, 2014; Smirnov, 2015), так что параллельные признаки могли возникать и путем педоморфоза.

Несмотря на редукцию скелета, у голотурий именно скелетные элементы обладают консервативным характером, что позволяет использовать их в качестве «преобладающих» признаков. К сожалению, к настоящему времени мало что известно о 3-D морфологии и структуре глоточного кольца (Reich, O'Loughlin, 2015), одного из важнейших систематических признаков, очень важного для изучения как современных, так и вымерших голотурий (Reich, 2015).

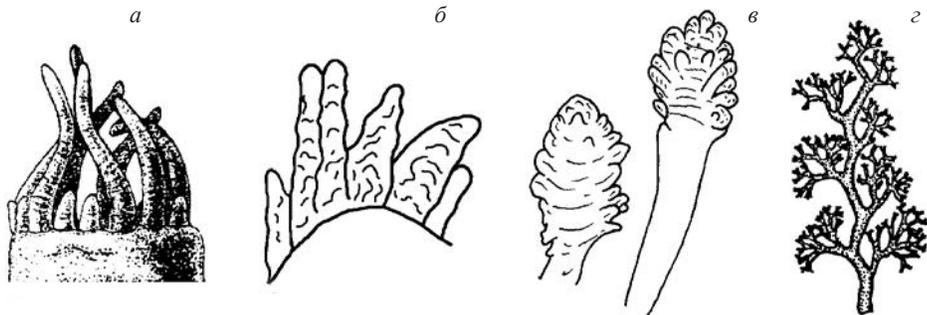


Рис. 1. Щупальца дендрохиротидных голотурий: *a* – *Vaneyella dactylica* (“Dactylochirotida”, Vaneyellidae); *б* – *Rhopalodinia minuta* (“Dactylochirotida”, Rhopalodinidae); *в* – *Rhopalodinopsis capensis* (“Dactylochirotida”, Rhopalodinidae); *г* – типичное дендрохиротидное щупальце (*a* из Ohshima, 1918; *б, в* из Thandar, 2001; *г* из Pawson, 1966).

Развитие современных молекулярно-генетических методов позволило вновь обратить внимание на параллельное развитие сложных морфо-анатомических структур в различных таксонах голотурий, ранее считавшимися едиными, и уточнить систему класса и филогенетические отношения между таксонами, входящими в его состав. При этом выяснилось, что ряд систематиков зачастую незаслуженно игнорировали сведения о морфо-анатомических признаках ряда групп, описанных их предшественниками. Выявление параллельно возникших признаков всегда было важной задачей таксономистов, поскольку позволяло исключать ошибки при построении системы живых организмов, основанной на родстве. Широкое применение в практике таксономистов кладистического анализа никоим образом не отменяет этого очевидного положения. Автор не ставил перед собой задачу собрать все примеры параллелизма у голотурий и остановился лишь на некоторых примерах значения того, как распознавание параллельного возникновения морфо-анатомических признаков отражается на системе класса Holothuroidea.

Один из примеров недооценки возможности параллельного возникновения морфологических признаков – выделение отряда Dactylochirota (Dactylochirotida) из состава отряда Dendrochirota (Dendrochirotida) (Pawson, Fell, 1965; Pawson, 1982). В качестве диагностических признаков отряда Dactylociotida были приняты: 1) простые неветвящиеся щупальца; 2) U-образная форма тела; 3) тело, покрытое панцирем из налегающих друг на друга пластинок; 4) глоточное кольцо, не имеющее у радиальных сегментов задних отростков, подразделенных на отдельные кусочки.

1. Название отряда Dactylochirotida явно указывает на один из основных диагностических признаков выделенного отряда. Но неветвящиеся щупальца у современных голотурий (рис. 1*a, б*) с очевидностью произошли от ветвящихся (рис. 1*г*) путем их редукции, о чем свидетельствует наличие у некоторых видов следов ветвлений щупалец (рис. 1*в*). Осима

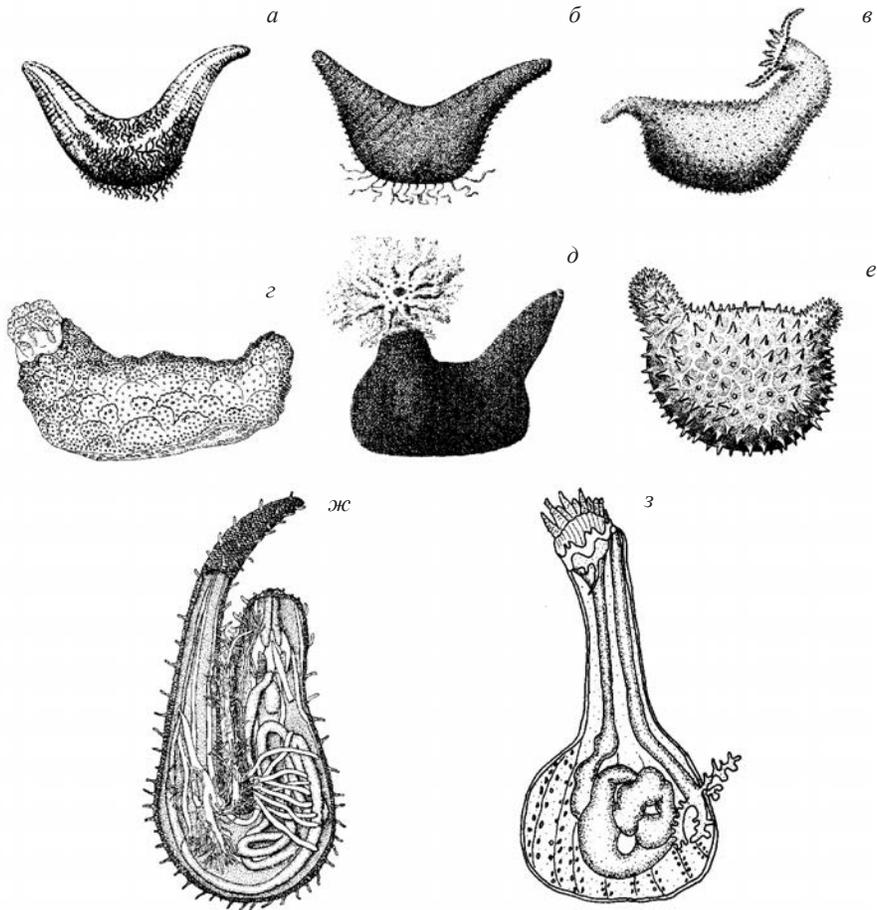


Рис. 2. Дендрохиротидные голотурий U-образной формы: *a* – *Stolus rapax* (Thyonidae, Dendrochirotida); *б* – *Thorsonia investigatoris* (Thyonidae, Dendrochirotida); *в* – *Echinocucumis hispida* (Cucumariidae, Dendrochirotida (ранее Ypsilothuriidae, “Dactylochirotida”)); *z* – *Psolus solidus* (Psolidae, Dendrochirotida); *д* – *Psolus phantapus* (Psolidae, Dendrochirotida); *e* – *Ypsilothuria bitentaculata* (Ypsilothuriidae, “Dactylochirotida”); *ж* – *Heterothyone alba* (Heterothyonidae, Dendrochirotida); *з* – *Rhopalodina minuta* (Rhopalodiniidae, “Dactylochirotida”). *a, б* из Koehler, Vaney, 1908; *в* из Sars, 1861; *z* из Massin, 1987; *д* из Madsen, Hansen, 1984 по Strussenfelt; *e* из Cuénot, 1948 по Ludwig, 1894; *ж* из Pawson, 1963; *з* из Thandar, 2001.

указывал, что у описанного им вида *Pseudocucumis dactylicus* (ныне *Vaniella dactylica*), отнесенного Повсоном и Феллом к семейству Vaneyellidae отряда Dactylochirotida (Pawson, Fell, 1965), щупальца «изредка имеют небольшое число рудиментарных выростов веточек» (Ohshima, 1915, p. 272). Сандар отмечал, что: «Хотя щупальца некоторых ропалодинид могут быть простыми, или пальцеобразными с небольшими боковыми веточками, щу-

пальца у представителей рода *Rhopaladinopsis* несут явные следы ветвления Thandar (2001, с. 241) (рис. 1б). Простые щупальца, которые несомненно произошли от древовидных, встречаются у вида *Psolus digitatus* (семейство Psolidae, отряд Dendrochirotida). Явно вторично упрощенные простые щупальца встречаются также и в других отрядах голотурий. В качестве примера можно привести пedomорфный род *Eupyrgus* (сем. Eupyrgidae, отряд Molpadiida) (на сходство в строении простых щупалец у этого рода и простых щупалец *Psolus digitata* указывал еще Людвиг (Ludwig, 1894, р. 139)) и явно вторичные простые щупальца, встречающиеся у пedomорфных голотурий сем Synaptidae (отр. Synaptida): *Leptosynapta minuta*, *L. brasiliensis*, *Rhabdomiolgus ruber*, “*Myriotrochus*” *geminiradiatus* и др. (Смирнов, 2014; Smirnov, 2015). Таким образом, простые щупальца неоднократно параллельно возникали в разных отрядах голотурий, а наличие простых неветвящихся щупалец никак нельзя считать признаком отряда Dactylochirotida, отличающим его от отряда Dendrochirotida.

2. U-образная форма характерна не только для Dactylochirotida (рис. 2в, е), но также свойственна ряду таксонов Dendrochirotida *sensu* Pawson et Fell, 1965, например, представителям семейств Psolidae, Phyllophoridae, Sclerodactylidae, Heterothyonidae, Thyonidae и другим (рис. 2а, б, г, д, ж). Dendrochirotida *s. lato* являются сестонофагами и, скорее всего, такая форма тела возникла независимо в разных семействах как приспособление к зарывающемуся образу жизни. В семействе Rhopalodinidae U-образная форма тела привела к слиянию нисходящей и восходящей половин и образованию своеобразных бутылкообразных форм с 10 амбулакрами (рис. 2з).

3. Укрепление стенки тела свойственно многим голотуриям и встречается не только у семейств, выделенных в отряд Dactylochirotida (рис. 2е, 3г, ж, з), но и среди представителей семейств, оставленных в отряде Dendrochirotida *sensu* Pawson et Fell, 1965. У голотурий укрепление стенки тела может происходить как за счет развития плотной соединительной ткани, например, в роде *Stichopus* (Stichopodidae, Aspidochirotida), так и благодаря развитию в стенке тела большого количества склеритов небольшого размера, что свойственно многим Dendrochirotida *sensu* Pawson et Fell, 1965. Наконец, панцирь может быть образован крупными плотными чешуями, которые развивались благодаря усиленному росту склеритов. Подобный панцирь характерен для Ypsilothuriidae (Dactylochirotida) (рис. 2е, 3г) и для Psolidae (Dendrochirotida *sensu* Pawson et Fell, 1965) (рис. 2г, 3в) (у Psolidae панцирь из налегающих друг на друга плотных пластинок покрывает дорсальную и боковые части тела, тогда как вентральная часть тела у Psolidae преобразована в прикрепительную подошву). Образование панциря также, несомненно, произошло независимо в разных группах. Среди Dendrochirotida *sensu* Pawson et Fell, 1965 *str.* панцирь развит в семействах Paracucumidae и Heterothyonidae, и у некоторых представителей семейства Cucumariidae

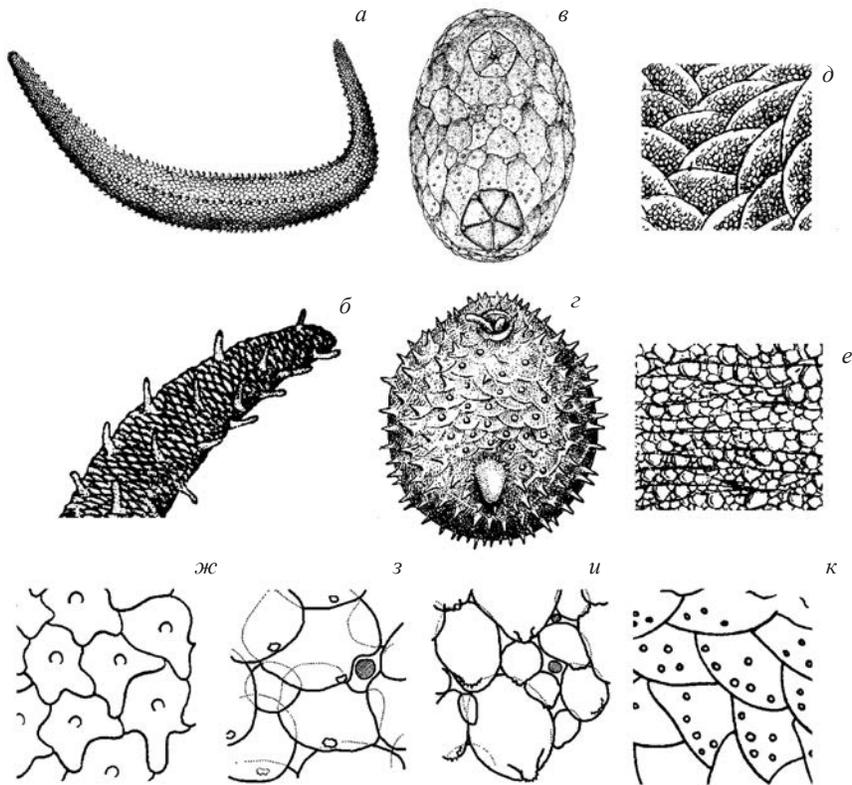


Рис. 3. Дендрохиротидные голотурий с панцирем из плотных пластинок (чешуй): *a* – *Pseudocnus alcocki* (Cucumariidae, Dendrochirotida); *б* – *Heterothyone alba* (Heterothyonidae, Dendrochirotida), передний конец; *в* – *Psolus diomedee* (Psolidae, Dendrochirotida); *г* – *Ypsilothuria bitentaculata* (Ypsilothuriidae, “Dactylochirotida”); *д* – *Psolus fabricii* (Psolidae, Dendrochirotida), фрагмент панциря; *е* – *Psolus phantapus* (Psolidae, Dendrochirotida), фрагмент панциря; *ж* – *Ypsilothuria bitentaculata* (Ypsilothuriidae, “Dactylochirotida”), фрагмент панциря; *з* – *Vaneyella dactylica*, (Vaneyellidae, “Dactylochirotida”); *и* – *Stereoderma imbricata* (Cucumariidae, Dendrochirotida); *к* – *Psolus agulhasicus* (Psolidae, Dendrochirotida), фрагмент панциря. *a* из Koehler, Vaney, 1908; *б* из Pawson, 1963; *в* из Caso, 1976; *г* из Cuénot, 1948 по Ludwig, 1894; *д*, *е* из Bell, 1882; *ж*, *к* из Ludwig, Heding, 1935; *з*, *и* из Ohshima (1918).

и других семейств (рис. 2а, б, 3а, б, и). Отметим, что образование панциря и величина образующих его пластинок (чешуй) легко меняется в зависимости от условий обитания, что можно проследить на примере рода *Psolus*. Большинство видов рода обитает на поверхности дна, прикрепляясь подошвой к твердому субстрату – камням или раковинам. Вид *P. phantapus* зарывается в грунт и над поверхностью дна расположены только его ротовой и анальный конусы, и у этого вида чешуи значительно меньше в размерах и гораздо менее плотные (рис. 2д, 3е), чем у других видов рода (рис. 2г, 3в, д, к). Таким образом, наличие панциря возникает параллельно

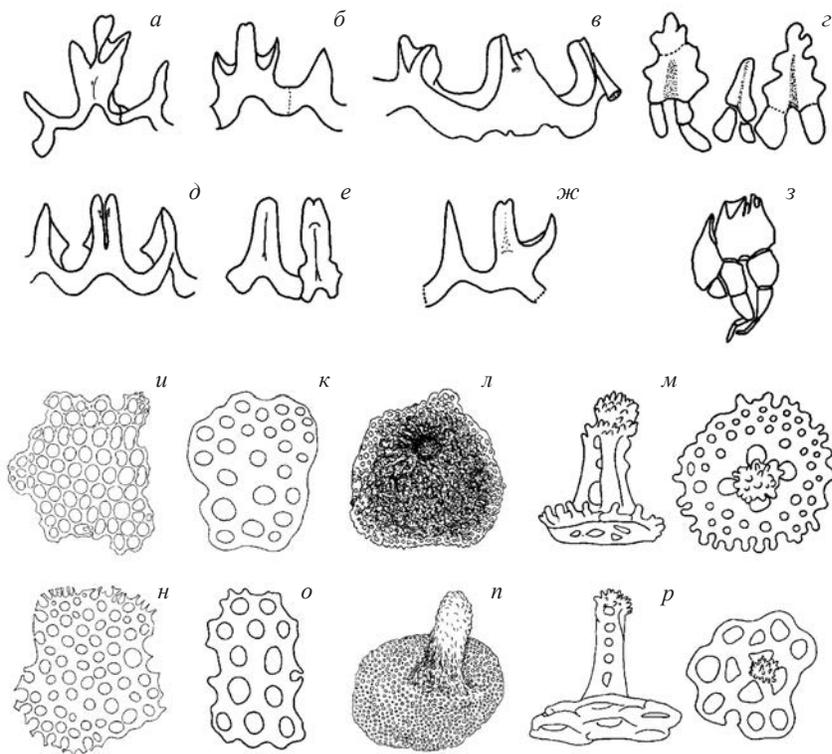


Рис. 4. Глоточное кольцо (а–з) и склериты стенки тела (и–п) дендрохиротидных голотурий: а – *Vaneyella digitata* (Vaneyellidae, “Dactylochirotida”); б – *Mitsukuriella squamulosa* (Vaneyellidae, “Dactylochirotida”); в – *Ypsilothuria talismani elegans* (Ypsilothuriidae, “Dactylochirotida”); г – *Rhopalodina gracilis* (Rhopalodinidae, “Dactylochirotida”); д – *Trachythyo-ne bouvetensis* (Cucumariidae, Dendrochirotida); е – *Heterocucumis steineni* (Cucumariidae, Dendrochirotida); ж – *Paracucumis turricata* (Paracucumidae, Dendrochirotida); з – *Phyllophorella robusta* (Phyllophoridae, Dendrochirotida); и – *Vaneyella digitata* (Vaneyellidae, “Dactylochirotida”); к – *Mitsukuriella squamulosa* (Vaneyellidae, “Dactylochirotida”); л – *Ypsilothuria bitentaculata virginiensis* (Ypsilothuriidae, “Dactylochirotida”); м – *Rhopalodina gracilis* (“Dactylochirotida”, Rhopalodinidae); н – *Cucumaria frondosa* (Cucumariidae, Dendrochirotida); о – *Cladodactyla senegalensis* (Cucumariidae, Dendrochirotida); п – *Paracucumis turricata* (Paracucumidae, Dendrochirotida); р – *Phyllophorus discrepans* (Phyllophoridae, Dendrochirotida). а, б, ж–к, м, п из Heding, Panning, 1954; в, л из Heding, 1942; г из Thandar, 2001; д, е из Ludwig, Heding, 1935; и из Panning, 1955; о из Panning, 1957.

в ряде групп дендрохиротидных голотурий, и этот признак нельзя рассматривать как черту, отличающую Dactylochirotida от Dendrochirotida sensu Pawson et Fell, 1965.

4. Строение глоточного кольца. Простым известковым глоточным кольцом без задних отростков на радиальных сегментах, подразделенных на отдельные кусочки, среди Dactylochirotida обладают семейства Vaneyellidae (рис. 4а, б) и Ypsilothuriidae (рис. 4в), что сближает эти

семейства с Cucumariidae (рис. 4д, е), Psolidae, Paracucumidae (рис. 4ж) и др. отряда *Dendrochirotida sensu* Pawson et Fell, 1965. В то же время радиальные сегменты глоточного кольца семейства *Rhopalodinidae* из отряда *Dactylochirotida* имеют задние отростки, подразделенные на кусочки (рис. 4з), что сближает его с семейством *Phyllophoridae* (рис. 4з) из отряда *Dendrochirotida sensu* Pawson et Fell, 1965. Так что строение глоточного кольца, не имеющего у радиальных сегментов задних отростков, подразделенных на кусочки, также не может рассматриваться как признак, ограничивающий отряд *Dactylochirotida* от отряда *Dendrochirotida sensu* Pawson et Fell, 1965. Сходство в строении глоточного кольца в пределах отряда не возникает параллельно, как это было с первыми тремя признаками, а, напротив, указывает на родство таксонов. Как среди *Dactylochirotida*, так и среди *Dendrochirotida sensu* Pawson et Fell, 1965 встречаются семейства, имеющие известковое глоточное кольцо без задних отростков на радиальных сегментах, так и семейства, обладающие глоточным кольцом с задними отростками радиальных сегментов, подразделенными на кусочки.

Таким образом, ни один из приведенных признаков, по которым отряд *Dactylochirotida* отличается от отряда *Dendrochirotida sensu* Pawson et Fell, 1965, таковым не является. Можно было бы предположить, что для *Dactylochirotida* специфичны не отдельные признаки, а их сочетание, однако первые три из четырех признаков, рассматриваемые как характерные для *Dactylochirotida*, легко возникают в совершенно разных группах и, очевидно, связаны с образом жизни и приспособлениями к сходным условиям внешней среды, тогда как имеющие более важное таксономическое значение «преобладающие» консервативные признаки скелета явно указывают на полифилетический характер *Dactylochirotida* и на связь входящих в его состав семейств с разными семействами *Dendrochirotida sensu* Pawson et Fell, 1965 (Smirnov, 2012).

Анализ «преобладающих признаков» и, прежде всего скелетных элементов ясно показал, что по строению глоточного кольца без длинных задних отростков на радиальных сегментах семейства *Vaneyellidae* (рис. 4а, б) и *Ypsilothuriidae* (рис. 4в) близки к семейству *Cucumariidae* (рис. 4д, е), *Psolidae*, *Paracucumidae* (рис. 4ж) и ряду других семейств, и мы предложили объединить их в подотряд *Cucumariina* (Smirnov, 2012). По строению склеритов семейство *Vaneyellidae* (рис. 4и, к) очень близко к семейству *Cucumariidae* (рис. 4н, о). Склериты *Ypsilothuriidae*, обладающие направленным вверх плотным ретикулярным выростом (не гомологичным шпилью склеритов в виде башенок) (рис. 4л), очень сходны с подобными склеритами *Paracucumidae* (рис. 4н) и мы предполагаем, что, возможно, семейство *Paracucumidae* Pawson et Fell, 1965 нужно синонимизировать с семейством *Ypsilothuriidae* Heding, 1942 (Smirnov, 2012, p. 823). Ранее мы предложили свести семейство *Vaneyellidae* Pawson et Fell, 1965 в синоним к семейству

Cucumariidae Ludwig, 1894 (Smirnov, 2012), но в настоящее время изменили свою точку зрения и полагаем, что это было сделано преждевременно.

Строение глоточного кольца и склеритов стенки тела указывает на близость семейств Rhopalodinidae (рис. 4з, м) и Phyllophoridae *sensu* Smirnov, 2012 (рис. 4з, р), что было ранее отмечено исследователями, изучавшими рапалодинид (Heding, 1937; Thandar, 2001). В предложенной нами системе класса Holothroidea мы поместили эти два семейства рядом в группе семейств, обладающих глоточным кольцом с задними отростками радиальных сегментов (Smirnov, 2012).

Применения кладистического анализа не гарантирует от ошибок при построении системы и не всегда приводит к безошибочному результату. Кер и Ким (Kerr, Kim, 2001) провели кладистический анализ системы класса Holothuroidea, для чего выбрали 47 признаков и проанализировали их распространение среди 25 семейств голотурий. Эта статья была кратко проанализирована нами ранее (Smirnov, 2012). В контексте обсуждаемой темы параллелизм в классе Holothuroidea следует отметить, что хотя среди признаков, выбранных авторами для кладистического анализа, большинство анатомических признаков, на наш взгляд, выбрано справедливо, но, в тоже время, 8 из используемых авторами признаков морфофункционально жестко связаны с другими и, по сути, представляют единый комплексный признак. Такое дублирование увеличивает количество используемых при анализе признаков и тем самым вносит ошибку, которая может повлиять на конечный результат. Некоторые признаки, выбранные авторами для анализа, явно развивались параллельно и их использование может привести к неправильным результатам. В первую очередь это относится к 11 признакам, связанным с внешней морфологией и деталями строения известкового глоточного кольца, хотя параллелизмы встречаются и среди анатомических признаков. По нашему мнению, независимо в разных отрядах и семействах голотурий возникали такие состояния признаков: подразделение продольных мускульных лент над два продольных тяжа; наличие свободно свешивающихся в полость тела ампул шупалец; наличие выраженной подошвы; вытянутый и утончающийся к концу задний конец тела; расположение ротового отверстия (терминальное-субтерминальное, явно дорсальное, явно вентральное); расположение анального отверстия (терминальное-субтерминальное, явно дорсальное, явно вентральное); длина дорсального интеррадиуса (значительно короче или равна длине других интеррадиусов); пластинки стенки тела, налегающие друг на друга; наличие увеличенных дорсальных папилл; наличие отверстия на радиальных сегментах глоточного кольца; наличие длинных задних отростков на радиальных сегментах глоточного кольца; пропорции радиальных сегментов глоточного кольца (длина и ширина сегментов примерно равны или длина сегмента намного превышает его ширину); наличие выемки на переднем

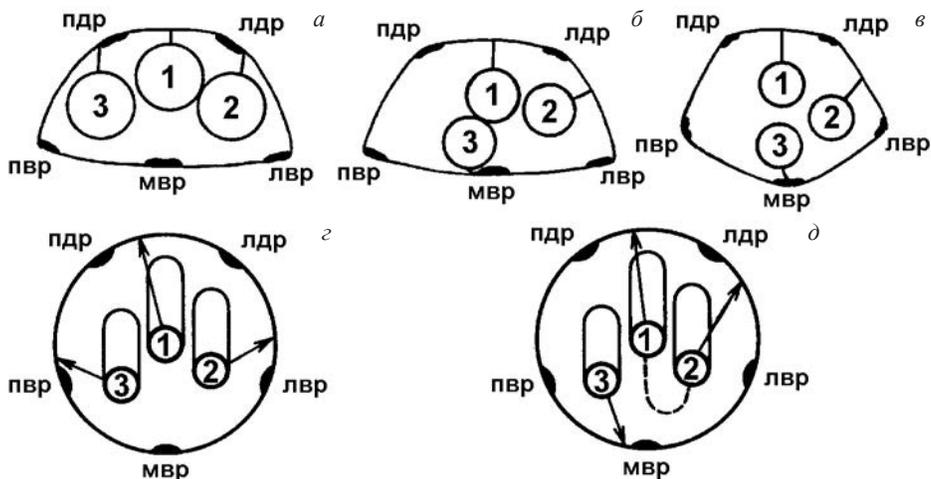


Рис. 5. Схема прикреплений мезентериев, поддерживающих кишечник, к стенке тела в разных отрядах голотурий (*a–в*) и в разных участках тела голотурий отряда *Elasipodida* (*з, д*), вид с оральной стороны: *a* – *Elasipodida*; *б* – *Aspidochirotida*; *в* – *Dendrochirotida*, *з* – *Elasipodida*, передняя часть тела; *д* – *Elasipodida*, задняя часть тела. Обозначения: лвр – левый вентральный радиус; лдр – левый дорсальный радиус; мвр – медиовентральный радиус; пвр – правый вентральный радиус; пдр – правый дорсальный радиус; 1 – первое нисходящее колено кишечника; 2 – восходящее колено кишечника; 3 – второе нисходящее колено кишечника. *a–в* из Ekman, 1926; *з, д* из Гейбрук, 1990б, немного изменено.

крае радиальных сегментов глоточного кольца для помещения ампулы щупалец; соотношение высоты сочленовной поверхности сегментов кольца и высоты интеррадиальных сегментов; наличие склеритов в виде пластинок с иглообразным выростом; наличие склеритов в виде дендрохиротидных пряжек. Указанные недочеты привели к тому, что в результате кладистического анализа Kerr and Kim (2001) подтвердили «правомочность» выделение отряда *Dactylochirotida*. Сказанное подтверждает очевидную мысль о том, что при кладистическом анализе, правомочность проведения коего нами ни в коем случае не отрицается, необходимо тщательно анализировать выбранные для одного анализа признаки, дабы избежать их дублирования, а также учитывать их возможное параллельное возникновение, поелику что заложишь в матрицу на входе, то и получишь на выходе.

С гораздо более сложной ситуацией мы столкнулись при анализе существующей системы отряда *Elasipodida*. Единственным общим для всех *Elasipodida* признаком является своеобразное расположение мезентериев, поддерживающих кишечник. У *Elasipodida* все три мезентерия, поддерживающие кишечник, в переднем и среднем участках тела крепятся к стенке тела дорсально (рис. 5*a, з*) и лишь в заднем отделе тела мезентерий, поддерживающий второе нисходящее колено кишечника, переходит в правый

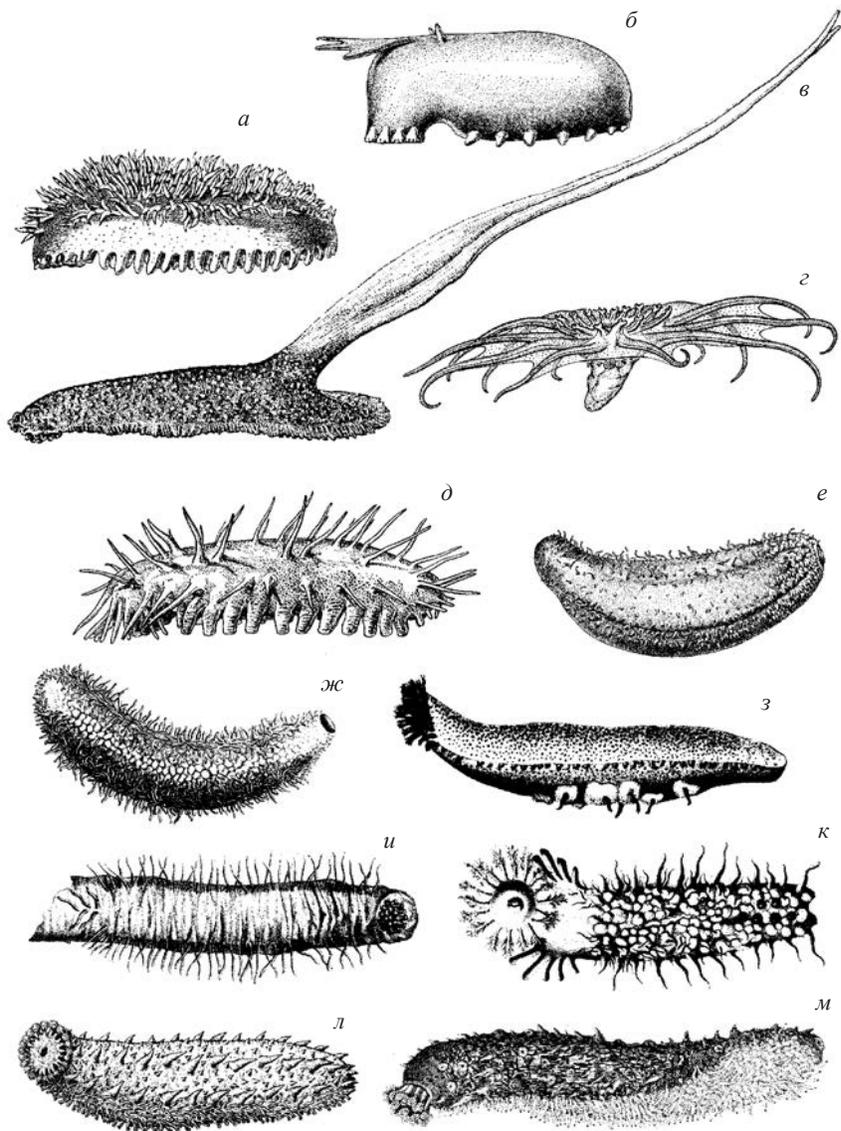


Рис. 6. Голотурии отрядов Elasipodida и Aspidochirotida: *а* – *Laetmogone maculata* (Laetmogonidae, Elasipodida); *б* – *Amperima naresi* (Elpidiidae, Elasipodida); *в* – *Psychropotes mirabilis* (Psychropotidae, Elasipodida); *г* – *Pelagothuria natatrix* (Pelagothuriidae, Elasipodida); *д* – *Oneirophanta mutabilis* (Deimatidae, Aspidochirotida); *е* – *Paroriza grevei* (Synallactidae, Aspidochirotida); *ж* – *Mesothuria squamosa* (Mesothuriidae, Aspidochirotida); *з* – *Benthothuria distorta* (Synallactidae, Aspidochirotida); *и* – *Bathyplores pellucidus* (Synallactidae, Aspidochirotida); *к* – *Dendrothuria similis* (Synallactidae, Aspidochirotida); *л* – *Apostichopus japonicus* (Stichopodidae, Aspidochirotida); *м* – *Holothuria tubulosa* (Holothuriidae, Aspidochirotida). *а* из McBride, 1906 по Théel, 1882; *б*, *е* из Hansen, 1956; *в*, *д* из Hansen, 1975; *г* из Kaestner, 1963 по Chun, 1903; *ж*–*к* из Koehler, Vanev, 1908; *л* из Иванов, Стрелков, 1949; *м* из Ludwig, 1889-92.

вентральный интеррадиус и крепится к стенке тела вблизи медиодорсального мускульного тяжа (рис. 5д) (Гебрук, 1990б). У всех остальных голотурий мезентерий, поддерживающий второе нисходящее колено кишечника, на всем протяжении полностью прикрепляется в правом дорсальном интеррадиусе (рис. 5б, в). Второй характерный для *Elasipodida* признак – отсутствие водных легких – свойственен также и отряду *Synaptida*. Остальные признаки, которые обычно приводят при характеристике отряда, свойственны только отдельным семействам, входящим в его состав и не являются признаками, характерными для всего отряда.

Анализ строения скелетных элементов, их расположения и некоторых других морфологических признаков привел нас к предположению о том, что отряд *Elasipodida* полифилетичен, а традиционно относящееся к нему семейство *Dematidae* должно быть выведено из состава отряда *Elasipodida* и помещено в отряд *Aspidochirotida*. По внешнему виду *Deimatidae* (рис. 6д) похожи на некоторых *Laetmogonidae* (*Elasipodida*) (рис. 6а), но также напоминают и представителей отряда *Aspidochirotida* (рис. 6и-м). Еще Людвиг (Ludwig, 1894) указывал, что семейство *Deimatidae* Théel, 1882 по наличию или отсутствию боковых папилл подразделяется на две хорошо различимые группы. Экман (Ekman, 1926) выделил из состава *Deimatidae* новое семейство *Laetmogonidae*, которое, в отличие от *Deimatidae s. str.*, не имеет боковых папилл и обладает совершенно иными склеритами стенки тела. Он также указывал, что *Laetmogonidae* по строению склеритов стоят ближе к *Elpidiidae*, чем к *Deimatidae*, с которыми они объединялись. Семейство *Deimatidae sensu* Ekman, 1926 резко отличается от других семейств отряда *Elasipodida*, к которому его относили ранее, не только наличием боковых папилл, но и ориентацией склеритов в боковых и дорсальных папиллах. Продольная ось склеритов папилл у *Deimatidae* располагается параллельно продольной оси папиллы, а в семействах отряда *Elasipodida sensu str.* перпендикулярно к ней. Склериты в виде пластинок (рис. 7з) и сходных с ними шпательевидных палочек, пронизанные отверстиями, не встречаются среди семейств *Elasipodida s. str.* и более близки к пластинкам легочных голотурий. Бехер (Becher, 1909, p. 445, fig. 8) указывал на сходство решетчатых пластинок *Oneirophanta alternata* (= *O. mutabilis mutabilis*) (рис. 7д) из *Deimatidae* и *Synallactes woodmasoni* (= *Amphigymnas woodmasoni*) (рис. 7а) из *Synallactidae*. Склериты *Deimatidae* (рис. 7з, д) очень сходны и, по нашему мнению, гомологичны склеритам *Synallactidae* в виде башенок (рис. 7а-в), и являются редуцированными башенками, у которых сохранилось только основание.

К сожалению, строение глоточного кольца *Elasipodida* очень плохо известно. Семейства *Psychropotidae* и *Laetmogonidae* (рис. 8е) имеют кольцо, сходное по строению с кольцами других отрядов голотурий, но отличаются от них очень низкой степенью кальцификации (Hansen, 1975, p. 186).

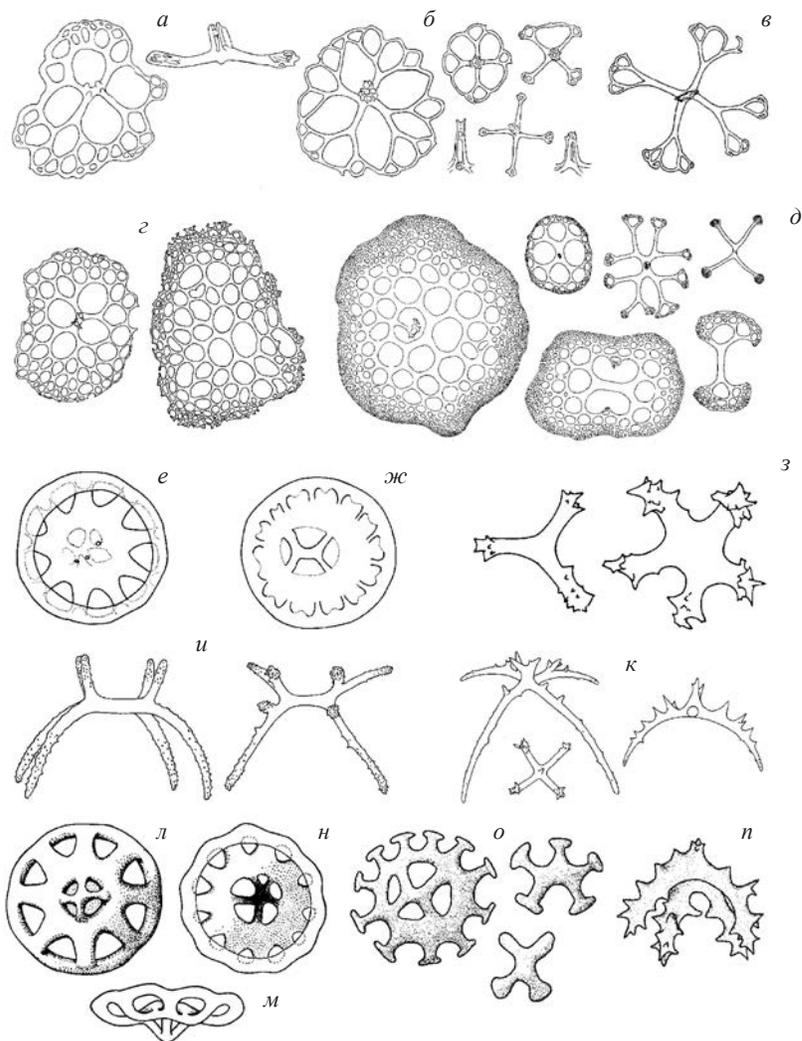


Рис. 7. Склериты голотурий отрядов Elasipodida и Aspidochirotida: *a* – *Amphigymanas woodmasoni* (Synallactidae, Aspidochirotida); *б* – *Bathyplotes punctatus* (Synallactidae, Aspidochirotida); *в* – *Synallactes heteroculus* (Synallactidae, Aspidochirotida); *г* – *Deima validum validum* (Deimatidae, Aspidochirotida); *д* – *Oneirophanta mutabilis mutabilis* (Deimatidae, Aspidochirotida); *e* – колесо *Laetmogone violacea* (Laetmogonidae, Elasipodida), верхняя сторона; *ж* – колесо *Amperima rosea* (Elpidiidae, Elasipodida), нижняя сторона; *з* – чашеобразно изогнутые склериты с 3–5 лучами *Laetmogone violacea* (Laetmogonidae, Elasipodida), верхняя сторона; *и* – изогнутые крестообразные склериты *Peniagone azorica* (Elpidiidae, Elasipodida); *к* – изогнутые крестообразные склериты *Psychropotes longicauda* (Psychropotidae, Elasipodida); *л* – колесо *Laetmogone violacea* (Laetmogonidae, Elasipodida), нижняя сторона; *м* – колесо *L. violacea* (Laetmogonidae, Elasipodida), вид сбоку; *н* – колесо *Benthogone rosea* (Laetmogonidae, Elasipodida), верхняя сторона; *о* – развитие колес *B. rosea* (Laetmogonidae, Elasipodida), вид снизу; *п* – чашеобразно изогнутый склерит с 4 лучами *Laetmogone violacea* (Laetmogonidae, Elasipodida), вид сбоку. *a* из Koehler, Vaney, 1905; *б, в* из Heding, 1940; *г–к* из Hansen, 1975; *л–н* из Ekman, 1926; *о, п* из Perrier, 1902.

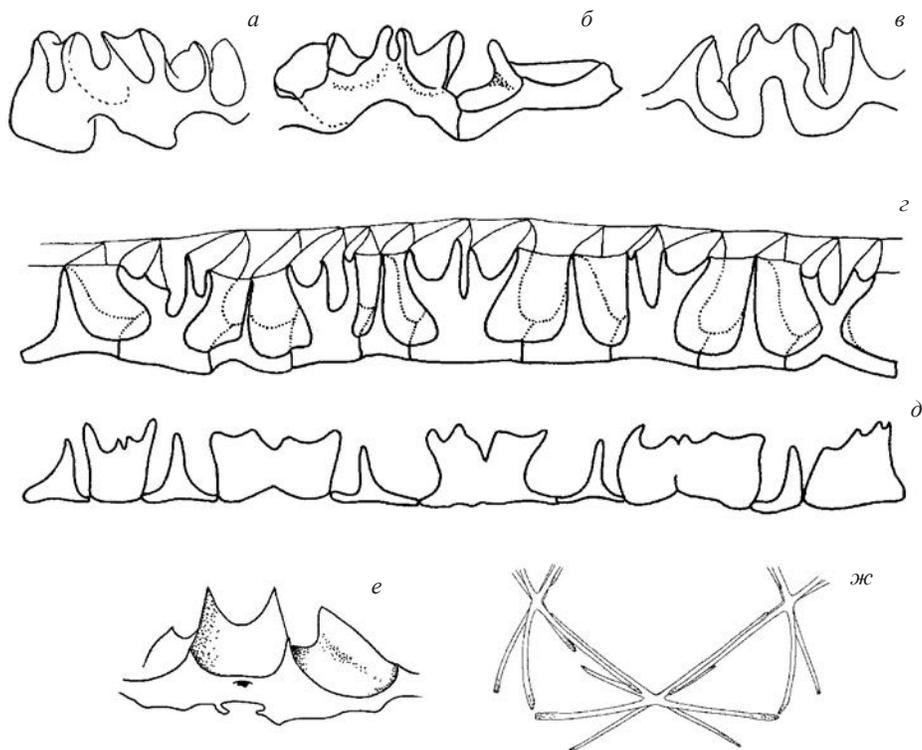


Рис. 8. Глоточное кольцо голотурий отрядов Elasipodida и Aspidochirotida: *a* – *Bathyplores punctatus* (Synallactidae, Aspidochirotida); *б* – *Pseudostichopus mollis* (Synallactidae, Aspidochirotida); *в* – *Zygothuria marginata* (Mesothuriidae, Aspidochirotida); *з* – *Oneirophanta setigera* (Deimatidae, Aspidochirotidae); *д* – *Oneirophanta mutabilis* (Laetmogonidae, Elasipodida); *е* – *Laetmogone maculata* (Laetmogonidae, Elasipodida); *ж* – *Elpidia glacialis* (Elpidiidae, Elasipodida). *a–в, е* из Heding, 1940, *з, д, ж* из Hansen, 1975.

В семействе Elpidiidae отряда Elasipodida глоточное кольцо редуцировано и состоит только из радиальных сегментов. Они имеют вид длинных тонких отростков, отходящих от центра сегмента (рис. 8ж). Строение глоточного кольца Deimatidae (рис. 8з, д) сходно по строению с глоточным кольцом Laetmogonidae (рис. 8е), но не в меньшей степени оно близко и к глоточному кольцу Synallactidae (рис. 8а–в). Современное состояние наших знаний о строении глоточного кольца отряда Elasipodida не позволяет однозначно сказать, к глоточному кольцу какого отряда – Elasipodida *s. str.* или Aspidochirotida ближе по строению глоточное кольцо Deimatidae. При этом сравнение строения кольца Deimatidae и Synallactidae, по крайней мере, не противоречит предположению о близости семейств Deimatidae и Synallactidae и переводу семейства Deimatidae в отряд Aspidochirotida.

Первые молекулярно-генетические данные, полученные при изучении вида *Deima validum* (семейство Deimatidae), показали, что этот вид близок к видам *Benthothuria funebris* и *Paroriza prouhoi* (Solís-Marín, 2003), которые в настоящее время относятся к семейству Synallactidae и имеют развитые водные легкие. То, что семейство Synallactidae по молекулярно-генетическим данным полифилитично и в нем можно выделить, по крайней мере, три группы (Solís-Marín, 2003), в данном случае не важно. Значение имеет тот факт, что виды *Benthothuria funebris* и *Paroriza prouhoi*, к которым близок вид *Deima validum*, имеют развитые водные легкие и, таким образом, это доказывает связь Deimatidae с легочными голотуриями отряда Aspidochirotida.

Возможно, что у Deimatidae могла произойти редукция водных легких в связи с обитанием на больших глубинах, поскольку у многих глубоководных иглокожих происходит редукция органов дыхания (А.Н. Миронов, устн. сообщ.). Что касается изменения расположения мезентерия, поддерживающего второе нисходящее колено кишечника в передней и средней части тела (рис. 5а, з), то оно могло произойти параллельно у Deimatidae и Elasiopodida s. str., что могло быть связано с переходом к шагающему передвижению по субстрату (Hansen, 1975).

Исключение семейства Deimatidae из отряда Elasiopodida и перемещение его в отряд Aspidochirotida позволяет рассматривать Elasiopodida sensu Smirnov, 2012 как естественную группу. Можно предположить, что встречающиеся у Laetmogonidae вогнутые склериты чашеобразной формы с тремя-пятью лучами (рис. 7з, н) имеют педоморфное происхождение и представляют разросшиеся начальные стадии колес летмогонидного типа (рис. 7о). От вогнутых склеритов чашеобразной формы с отростками, встречающимися у Laetmogonidae, могли произойти изогнутые крестообразные склериты Elpidiidae (рис. 7и) и Psychropotidae (рис. 7к). Как мы уже указывали ранее, входящие в отряд Elasiopodida семейства связаны друг с другом рядом переходящих признаков. Характерные для семейства Laetmogonidae склериты в виде колес летмогонидного типа (рис. 7е, л-н) спорадически встречаются также и у Elpidiidae (рис. 7ж), что сближает эти два семейства (Ekman, 1926). Вогнутые склериты Laetmogonidae (рис. 7з), возможно, гомологичны изогнутым крестообразным склеритам Elpidiidae (рис. 7и) и Psychropotidae (рис. 7к). С семейством Psychropotidae (рис. 6в), в свою очередь, связано планктонное семейство Pelagothuriidae (рис. 6з) (Гебрук, 1989, 1990а).

Как и во многих группах животных, параллельное развитие многих признаков и, прежде всего, признаков внешней морфологии связано со сходным образом жизни. Также параллельные признаки могут возникать благодаря педоморфозу. У мелких педоморфных видов *Trochoderma*

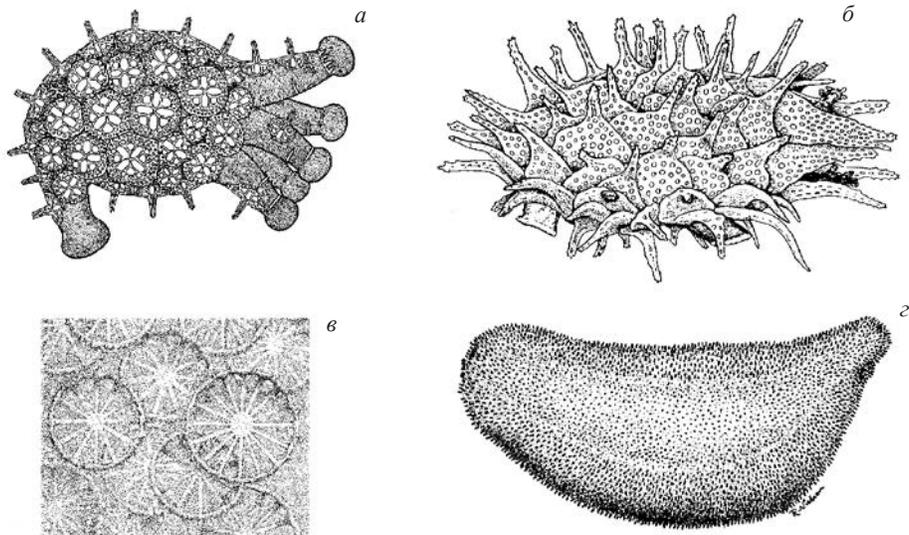


Рис. 9. Ювенильные (а, б) и половозрелые пedomорфные (в, г) голотурии с панцирем из склеритов: а – *Apostichopus japonicas* juv. (Stichopodidae, Aspidochirotida); б – *Heterocucumis steineni* juv. (Cucumariidae, Dendrochirotidae); в – *Trochoderma elegans* (Myriotrochidae, Synaptida), фрагмент стенки тела; г – *Euryrgus scaber* (Euryrgidae, Molpadiida). а из Малахов, Черкасова, 1992; б из Ekman, 1927; в из Théel, 1877; г из Madsen, Hansen, 1994.

elegans (Myriotrochidae, Synaptida) (рис. 9в) и *Euryrgus scaber* (Euryrgidae, Molpadiida) (рис. 9г) тело покрыто плотным слоем расположенных плотно друг к другу и даже налегающих друг на друга склеритов, образующих довольно жесткий панцирь. Большинство же видов этих отрядов имеет тонкую стенку тела с немногочисленными склеритами. Можно предположить, что у этих мелких форм, имеющих размер 10–25 мм, панцирь возник путем пedomорфоза. Об этом косвенно может свидетельствовать факт наличия панциря у ювенильных стадий голотурий других отрядов: Aspidochirotida (рис. 9а) и Dendrochirotida (рис. 9б), который исчезает у взрослых форм (Смирнов, 2014; Smirnov, 2015).

Наряду с процессом укрепления стенки тела и развития все более плотного и прочного известкового скелета во всех отрядах голотурий наблюдается и обратная тенденция к полному исчезновению склеритов стенки тела и даже глоточного кольца. У глубоководных и плавающих форм склериты стенки тела часто немногочисленны и могут быть полностью редуцированы. Так, склериты отсутствуют у родов *Benthoturina*, *Paroriza*, видов *Paelopatides appendiculata*, *P. atlantica*, *P. dissidens*, *P. mammilatus*, *P. mollis*, *P. rotifer*, *Pseudostichopus peripatus*, *P. mollis*, *Molpadiodemus depressus* (Synallactidae, Aspidochirotida). Склериты могут отсутствовать у отдельных экземпляров видов *Benthodytes typica* и *B. sanguinolenta* (Psychropotidae, Elasipodida), полностью

отсутствуют у вида *Achlyonica tui* (Elpidiidae, Elasipodida), а также у рода *Gephyrothuria* (Gephyrothuriidae, Gephyrothuriida).

Однако редукции подвергаются не только склериты стенки тела, но и такое массивное и крупное образование как глоточное кольцо. Редукция глоточного кольца характерна для многих голотурий семейства Synallactidae (отряд Aspidochirotida). Редуцированным глоточным кольцом обладает бентопелагический вид *Bathyploetes natans*, а у крупных форм этого вида оно может быть полностью редуцировано. У родов *Benthothuria* и *Paelopatides* глоточное кольцо не развито. Редукция глоточного кольца развита и в отряде Elasipodida. В семействе Laetmogonidae глоточное кольцо развито слабо, а в семействе Psychropotidae наблюдается отсутствие кальцификации кольца, которое состоит из соединительной ткани. Как уже было отмечено выше, в семействе Elpidiidae глоточное кольцо состоит только из радиальных сегментов, которые состоят из длинных тонких отростков, отходящих от центра сегмента. Естественно, что у пелагической *Pelagothuria natatrix* (Pelagothuriidae, Elasipodida) и глоточное кольцо, и склериты стенки тела не развиты.

Редукция скелетных элементов у плавающих и глубоководных форм, а большинство плавающих форм относится к глубоководной фауне, понятна и объясняется их образом жизни. По-видимому, образом жизни, а именно обитанием в толще грунта, объясняется тонкая стенка тела и присутствие в ней обычно лишь небольшого числа склеритов у форм, ведущих роющий образ жизни, к которым относятся многие представители отрядов Synaptida и Molpadiida. Практически у всех представителей отряда Synaptida склериты в стенке тела развиты слабо, а у некоторых видов представлены лишь редкими мелкими палочками. У некоторых родов, как правило монотипических, склериты стенки тела полностью отсутствуют: *Kolostoneura* (Taeniogyrinae, Chiridotidae), *Paradota* (Chiridotinae, Chiridotida), *Dactylapta* (Rynkatorpinae, Synaptidae), *Anapta* (Leptosynaptinae, Synaptidae), *Rhabdomoligus* (Rhabdomolginae, Synaptidae), *Achiridota* (Myriotrochidae). У некоторых видов голотурий рода *Molpadia* (Molpadiidae, Molpadiida) склериты исчезают с возрастом. Интересно, что исчезновение склеритов с возрастом наблюдается у некоторых голотурий отряда Dendrochirotida, обладающих толстой плотной стенкой тела. Так, у видов *Cucumaria frondosa* и *Staurocucumis turqueti* (Cucumariidae) склериты в большей части стенки тела исчезают и сохраняются только близ анального отверстия.

Говоря о параллельно возникающих морфологических признаках, необходимо также учитывать, что среди голотурий многие виды имеют пedomорфное происхождение, и поэтому в ряде групп можно встретить «упрощенные» структуры, возникшие благодаря пedomорфозу. В качестве примера можно привести параллельное возникновение у видов *Molpadia blakei* и *Eupyrgus scaber* (отряд Molpadiida) таких черт как отсутствие свободно

сवेशивающихся в полость тела ампул щупалец и продольные мускульные ленты, не подразделенные на два тяжа (Heding, 1935).

Параллельно может происходить и уменьшение числа щупалец в разных семействах и подсемействах одного отряда. Для отряда Synaptida исходным было наличие 12 щупалец. Но у многих форм отряда, имеющих небольшие размеры, что, по-видимому, связано с их педоморфным происхождением, параллельно в разных семействах шло уменьшение количества щупалец с 12 до 10. Десять щупалец имеют роды: *Sigmodota*, *Rowedota*, *Scoliorhapis*, *Kolostoneura*, *Psammothuria* (даже восемь!) (Taeniogyrinae, Chiridotidae); ряд видов *Leptosynapta* (Synaptidae); *Prototrochus*, *Siniotrochus phoxus*, *Parvotrochus*, *Trochoderma* (Myriotrochidae). Не исключена вероятность, что подобный процесс мог идти параллельно в близких группах и роды, выделенные только на основании количества щупалец, могут иметь полифилетическое происхождение. Также параллельно в разных семействах Synaptida идет исчезновение петли кишечника. У *Scoliorhapis* spp, *Taeniogyrus havelockensis*, *Kolostoneura novaezealandiae*, *Psammothuria ganapatii* (Taeniogyrinae, Chiridotidae), *Leptosynapta minuta*, *Rhabdomolgus ruber* (Synaptidae) практически на всем своем протяжении кишечник подвешен только на медиодорсальном мезентерии (Смирнов, 2013, 2014; Smirnov, 2014; 2015).

Выше при обсуждении отряда Dendrochirotida было рассмотрено параллельное развитие в разных семействах простых щупалец. Строение щупалец, несомненно, определяется способом питания. Для аспидохротных голотурий, которые в подавляющем большинстве являются детритофагами, характерно наличие щитовидных щупалец, при помощи которых они собирают грунт (рис. 6з, и, л, м). Относящиеся к семейству Synallactidae роды *Pseudothuria*, *Dendrothuria* и *Scothothuria* имеют щупальца (рис. 6к), несколько напоминающие щупальца голотурий отряда Dendrochirotida, которые относятся к сестонофагам и при помощи древовидноветвящихся щупалец собирают планктон и взвешенные частицы. Приобретение конвергентных черт строения щупалец у перечисленных выше родов явно связано с переходом к сестонофагии и, возможно, как предполагал Хансен (Hansen, 1978), со способностью к плаванию.

Тщательное исследование развития параллельных структур не только позволяет уточнить систему и филогению группы, но и указывает нам на то, что при проведении современных исследований необходим тщательный анализ уже имеющихся морфо-анатомических данных. Последнее хорошо показывает пример семейства Deimatidae, морфологические особенности строения которого и, прежде всего, скелетных элементов были давно известны и подытожены Экманом (Ekman, 1926). Это позволяет сконцентрировать внимание на первоочередном исследовании, помимо признаваемых большинством систематиков, занимающихся определенной группой животных, «сомнительных» таксонов, и на тех систематических группах,

которые традиционно не вызывают сомнения у систематиков. Анализ параллелизмов в развитии, несомненно, способствует более глубокому пониманию причин и факторов эволюции организмов, как внешних, так и внутренних, и позволяет найти интересные модельные объекты для исследования закономерностей биологии развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность Антонине Кременецкой (Рогачевой) (Институт океанологии РАН, Москва) за предоставленные сведения о голотуриях отрядов *Elasipodida* и *Aspidochirotida* с редуцированными скелетными элементами и С.В. Рожнову (Палеонтологический институт РАН, Москва) за постоянное внимание и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гебрук А.В. 1989. Ревизия семейства *Pelagothuriidae* (Holothuroidea, *Elasipoda*) с обзором по плавающим голотуриям. 1. Ревизия семейства *Pelagothuriidae* // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 12. С. 57–66.
- Гебрук А.В. 1990а. Ревизия семейства *Pelagothuriidae* (Holothuroidea, *Elasipoda*) с обзором по плавающим голотуриям. 2. Обзор плавающих голотурий и их происхождение // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 3. С. 60–68.
- Гебрук А.В. 1990б. Глубоководные голотурии семейства эльпидиид. М.: Наука. 160 с.
- Иванов А.В., Стрелков А.А. 1949. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 101 с.
- Малахов В.В., Черкасова И.В. 1992. Метаморфоз голотурии *Stichopus japonicus* (*Aspidochirotida*, *Stichopodidae*) // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 9. С. 11–21.
- Смирнов А.В. 2013. Симметрия голотурий (Echinodermata: Holothuroidea) / Ред. С.В. Рожнов. Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН. С. 204–231.
- Смирнов А.В. 2014. Педоморфные признаки в строении голотурий и роль педоморфоза в возникновении и эволюции класса *Holothuroidea* / Ред. С.В. Рожнов. Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. М.: ПИН РАН. С. 178–209.
- Bell F.J. 1882. Studies in the Holothuroidea. I. On the genus *Psolus* and the forms Allied thereto // Proc. zool. soc. London. P. 641–60.
- Caso M.E. 1976. El estado actual del estudio de los equinoderos de Mexico, An. Centro Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México // V. 3. No. 1. P. 1–56.
- Chun C. 1903. Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der Deutschen Tiefsee-Expedition. Jena: Verlag von Gustav Fisher. 591 S., Karte.
- Cuénot L. 1948. Anatomie, éthologie et systématique des échinodermes / Ed. P. Grassé. Traité de zool. V. 11. Paris: Masson. P. 3–272.
- David B., Mooi R. 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata // C. R. Acad. sci. Paris. III. Sci. 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. Proc. 9 int. Echinoderm conf. San Francisco, California, USA, 5–9 August 1996. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema. P. 21–28.
- Ekman S.* 1926. Systematisch-phylogenetische Studien über Elasipoden und Aspidochiroten // Zool. Jb. (Anat.). Bd 47. Hf 4. S. 429–540.
- Ekman S.* 1927. Holothurien der deutschen Südpolar-Expedition 1901–1903. Aus der Ostantarktis und von den Kerguelen. Deutsche Südpolar-Exped. 1901–1903. Bd 19 (Zool. 11). S. 361–419.
- 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. Elasipoda. Galathea rep. V. 13. 262 p.
- Hansen B.* 1978. *Scotothuria herringi*, a New Genus and Species of Bathypelagic Holothurians // Steenstrupia. V. 5. No. 4. P. 33–39.
- Heding S.* 1935. Holothurioidea. Part I. Apoda – Molpadioidea – Gephyrothurioidea. Danish Ingolf-Expedition. Copenhagen: Hagerup. V. 4. Pt 9. P. 5–84.
- Heding S.* 1937. A New Dendrochirote Holothurian from South Africa, with Some Remarks on the Rhopalodinidae // Ann. S. Afr. mus. V. 32. Pt 2. P. 31–40.
- Heding S.* 1940. Die Holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. II. Aspidochirote und Elasipode Formen. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer “Valdivia” 1898–1899. Jena: Gustav Fischer. Bd 24, Hf 3. S. 317–375.
- Heding S.* 1942. Holothurioidea. Pt II. Aspidochirota – Elasipoda – Dendrochirota. Copenhagen: Hagerup. V. 4. Pt 13. P. 3–39.
- Heding S., Panning A.* 1954. Phyllophoridae. Eine Bearbeitung der polytentaculaten dendrochiroten Holothurien des zoologischen Museums in Kopenhagen // Spolia zool. mus. Haun. Bd 13. S. 1–209.
- Kaestner A.* 1963. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. Teil I: Wirbellose. Lief 5. S. I–VI, 981–1423.
- Kerr A.M., Kim J.* 2001. Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) Inferred from Morphology // Zool. j. Linn. soc. V. 133. P. 63–81.
- Koehler R., Vaney C.* 1905. An account of the deep-sea Holothurioidea collected by the royal Indian marine ship investigator. Echinoderma of the Indian museum. Holothurioidea. Calcutta: Indian museum. 123 p., 15 pls.
- Koehler R., Vaney C.* 1908. An account of the littoral Holothurioidea collected by the royal Indian marine ship investigator. Echinoderma of the Indian museum. Holothurioidea. Calcutta: Indian museum. 54 p., 3 pls.
- 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.
- Ludwig H.* 1894. The Holothurioidea. Reports on an exploration of the West coast of Mexico, Central and South America, and of the Galapagos Islands, in charge

- of Alexander Agassiz, by the U.S. fish commission steamer “Albatross”, during 1891. XII // Mem. mus. comp. zool. V. 17. Pt 3. P. 1–183.
- Ludwig H., Heding S.* 1935. Die Holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. I. Fußlose und dendrochirote Formen. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer “Valdivia” 1898–1899. V. 24. No. 2. S. 123–214.
- Madsen F.J., Hansen B.* 1994. Echinodermata. Holothuroidea. Marine Invertebrates of Scandinavia. No. 9. 143 p.
- McBride E.W.* 1906. Echinodermata. The Cambrian Natural History / Eds S.F. Harmer, A.E. Shipley. London: MacMillan and Co. V. 1. P. 425–623.
- Massin C.* 1987. Holothuries nouvelles et peu connues récoltées en Indonésie au cours de la Snellius-II expedition // Bull. inst. r. sci. nat. Belg., biol. V. 57. P. 97–121.
- Mooi R., David B.* 1997. Skeletal Homologies of Echinoderms // Paleontol. soc. pap. V. 3. P. 305–335.
- Ohshima H.* 1915. Report on the holothurians collected by the United States fisheries steamer “Albatross” in the Northwestern Pacific during the summer of 1906 // Proc. US nat. mus. V. 48. P. 213–291.
- Ohshima H.* 1918. Report on the Holothurians collected by the United States fisheries steamer “Albatross” in the North-western Pacific during the summer of 1906 // Dobutsugaku zasshi (Zool. mag., Tokyo). V. 30. P. 393–401.
- Panning A.* 1955. Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) // Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. Bd 53. S. 33–47.
- Panning A.* 1957. Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota). 2. Teil. Die Gattungen *Cladodactyla*, *Hemioedema* und *Psolidiella* // Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. Bd 55. S. 25–38.
- Pawson D.L.* 1963. The Holothurian fauna of Cook Strait, New Zealand // Zool. publ. Victoria univ. Wellington. No. 36. 38 pp.
- Pawson D.L.* 1966. Phlogeny and Evolutions of Holothuroids. Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence–Boulder: Geol. soc. Am. Univ. Kansas press. Pt U. Echinodermata 3. V. 2. P. U641–U646.
- Pawson D.L.* 1982. Holothuroidea. Synopsis and classification of living organisms / Ed. S.P. Parker. N.-Y.: McGraw-Hill. V. 2. P. 791, 792, 813–818.
- Pawson D.L., Fell H.B.* 1965. A revised classification of the Dendrochirote Holothurians // Breviora. No. 214. 7 p.
- Perrier R.* 1902. Holothuries. Expédition scientifique du “Travailleur” et du “Talisman” pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. Cirrhipèdes, Némertiens, Opisthobranches, Holothuries. Paris: Masson. P. 273–554, pl. 12–22.
- Reich M.* 2015. Different pathways in early evolution of the Holothurian Calcareous Ring? Progress in Echinoderm palaeobiology / Eds S. Zamor, I. Rábano. Madrid: Instituto geol. España. Ser.: Cuadernos del museo geominero. No. 19. P. 137–145.
- Reich M., O’Loughlin P.M.* 2011. Modern Holothurian calcareous ring morphology – the need for more detailed studies // Gulf of Mexico sci. V. 29. No. 2. P. 152–153.

- 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.
- Sars M.* 1861. Oversigt of Norges Echinodermer. Christiania: Trykt i Brgger & Christie's bogtrykkerie, i commission hos J. Dybwad, 1861. 160 s., 15 tab.
- Smirnov A.V.* 2012. System of the class Holothuroidea // *Paleontol. j.* V. 46. No. 8. P. 793–832.
- Smirnov A.V.* 2014. Sea cucumbers symmetry (Echinodermata: Holothuroidea) // *Paleontol. j.* V. 48. No. 12. P. 1215–1236.
- Smirnov A.V.* 2015. Paedomorphosis and Heterochrony in the origin and evolution of the Class Holothuroidea // *Paleontol. j.* V. 49. No. 14. P. 1597–1615.
- Solis-Marín F.A.* 2003. Systematics and phylogeny of the Holothurian family Synallactidae. The PhD Dissertation. Southampton: School of ocean and earth science, university of Southampton. 361 p., Appendix 1–4.
- Thandar A.S.* 2001. The Holothuroid family Rhopalodinidae – its composition, distribution, phylogeny and taxonomic status // *Afr. zool.* V. 36. No. 2. P. 229–243.
- Théel Hj.* 1877. Note sur quelques Holothuries des Mers de la Nouvelle Zemble // *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum, Upsaliensis*. Ser. 3. V. extra ord. 17. P. 1–18.
- Théel Hj.* 1882. Report on the Holothuroidea Dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Pt I. Rep. sci. res. H.M.S. Challenger during the years 1873–76 under the command of captain G.S. Nares and captain F.T. Thomson / Eds C.W. Thomson, J. Murray. London, Edinburgh, Dublin: Neill and Co. V. 4 (Zool. Pt 13), 176 p., 46 pls., map.

Parallelism in the evolution of sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea)

A.V. Smirnov

The importance of considering of the parallel origination of some morphological characters for the taxonomy of the class Holothuroidea is analyzed. As examples of the parallel originated characters underestimating the establishment of the ordo Dactylochirotida and the polyphyletic character of the ordo Elasipodida are considered. Occurrence in different groups of sea cucumbers such features as: a stout skeleton, and the reduction of calcareous ring and the body wall sclerites; the similar shape of the body; the similar shape of tentacles; the parallel reductions of the number of tentacles in different families and subfamilies of the order Synaptida from 12 to 10; and some other characters as examples of parallel appearing characters in different taxa of holothurians are considered. Basing on the analysis of morphological and molecular data the family Deimatidae is transferred from the ordo Elasipodida into the ordo Aspidochirotida. It is conjectured that the concave cup-shaped sclerites with three–five rays occurring in the family Laetmogonidae (ordo Elasipodida) have paedomorphic origin and constitute the early stages of the laetmogonid wheels, and that the concave-shaped crosses of the families Elpidiidae and Psychropotidae may originated from laetmogonids concave cup-shaped sclerites.

УДК 56.0: 551.732

МОРФОЛОГИЯ ЭКЗОСКЕЛЕТА И МЯГКИХ ТКАНЕЙ КЕМБРИЙСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАБДОПЛЕУРИД

Н.В. Сенников

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН,
Новосибирск, SennikovNV@ipgg.sbras.ru*

Изучен уникальный, полуобъемный, с сохранением мягких тканей материал по древнейшим кембрийским рабдоплеуридам с Сибирской платформы. Рассмотрены структуры внешнего экзоскелета – сеноциумы, трубки, фузеллюсы. Описаны элементы строения мягких тканей – твердые и мягкие столоны, туловище зооидов, лофофоры, плевральный диск, рот, анус.

Ключевые слова: кембрий, Сибирская платформа, рабдоплеуриды, зооиды.

ВВЕДЕНИЕ

Научный интерес с геологических и биологических позиций к древнейшим палеозойским представителям рабдоплеурид, составляющим семейство Rhabdopleuridae, живущим и ныне морским бентосным организмам, объясняется многими обстоятельствами.

Первое, близкое морфологическое подобие (Shepotieff, 1907; Беклемишев, 1964; Обут, 1964; Сенников, 1996 и др.), закономерности роста экзоскелета (Rigby, Dilly, 1993; Rigby, 1994), микроструктурное сходство строения тканей (Urbanek, 1976; Dilly, 1976, 1986; Urbanek, Mierzejewski, 1984) и генетическое родство (Rickards, Durman, 2006; Sato et al., 2008; Mitchell et al., 2013 и др.) ныне живущих рабдоплеурид и вымершей в палеозое 300 млн. лет назад группы организмов – граптолитов. Граптолиты – морские колониальные животные, таксономически чрезвычайно разнообразные и часто встречающиеся в палеозойских бассейнах с терригенным и смешанным карбонатно-терригенным типами седиментации. В последнее время большинство специалистов включают все вымершие таксономические группы

граптолитов в класс птеробранхий (Pterobranchia), как отдельные специфические его отрядные и семейственные группы (Sato et al., 2008; Maletz, 2014 и др.) – отряд Dendroidea, отряд Graptoloidea и семейства неясного систематического положения.

Второе, рассматриваемые представители птеробранхий – рабдоплеуриды, как группа в составе граптолитов, появилась на пионерных этапах возникновения этих животных в среднем кембрии 500 млн. лет назад и существуют в настоящее время. А другие таксономические группировки родов и семейств граптолитов, появившиеся значительно позднее в ордовике и силуре (485–419 млн. лет), вымерли, не оставив никаких потомков (Обут, 1964; Bulman, 1970).

Третье, семейство рабдоплеуриды – это одна из групп многоклеточных организмов невысокого таксономического ранга, развивающихся парадоксально «медленно» и «консервативно» на протяжении более 500 млн. лет. Это феномен фиксируется на представителях такого родового таксона как *Rhabdopleura* Allman (Chapman et al., 1995). Древнейший видовой таксон рабдоплеурид *Rhab. obuti* Durman et Sennikov (1993) описан из среднекембрийских отложений разрезов Сибирской платформы. Наряду с этим, ныне живут различные виды рабдоплеурид, которые относительно широко географически встречаются в современных морских бассейнах, окружающих Северную Европу и Восточную Азию (Stebbing, 1970; Stebbing, Dilly, 1972; Dilly, 1973, 1976 и др.).

Четвертое – бентосные птеробранхии в целом, так же, как и граптолиты, это первые из макрофоссильных (колонии могут достигать размеров 3–5 см и более) групп организмов (у граптолитов – бентосные таксоны до 10 см, а планктонные таксоны до 50–70 см), большинство представителей которых перешли от развития отдельными изолированными индивидами к примитивным псевдоколониям и к настоящим незакономерным по формам колониям со слабо проявленным порядком образования их отдельных частей. Граптолиты в своем развитии, прошли путь от псевдоколоний к настоящим колониям, со строгими законами роста, симметрии и регенерации, и далее к «суперколониям» – кормиям (Беклемишев, 1964; Сенников, 1996).

Пятое – малое как родовое, так и видовое таксономическое разнообразие как современных рабдоплеурид (менее 20 видов в составе трех родов), так и ископаемых их представителей. В наиболее многочисленном по видовому разнообразию роде *Rhabdopleura* среди современных птеробранхий описано семь ныне живущих видовых таксонов – *Rhab. normani* (Allman), *Rhab. mirabilis* Sars, *Rhab. compacta* (Hicks), *Rhab. grimaldi* Jullien, *Rhab. manubialis* Jullien, *Rhab. striata* Schepotieff, *Rhab. annulata* Norman. До настоящего времени среди всех ископаемых рабдоплеурид монографически описано из единичных местонахождений около трех десятков их видов (Kozłowski, 1949, 1956; Rickards et al., 1984; Mierzejewski, 1986; Chapman

et al., 1995; Rickards, Durman, 2006; Sato et al., 2008 и др.). В том числе, в составе рода *Rhabdopleura* было установлено всего семь видов – *Rhab. obuti* (средний кембрий), *Rhab. sinica* Chapman et al. (ордовик), *Rhab. hollandi* Rickards et al. (силур), *Rhab. delmeri* Mortelmans (карбон), *Rhab. graysoni* Chapman et al. (карбон), *Rhab. kozlowskii* Kulicki (средняя юра), *Rhab. vistulae* Kozlowski (верхний мел – палеоген).

Шестое, исключительно редкая встречаемость ископаемых рабдоплеурид – обычно наблюдается несколько экземпляров описываемого таксона в одном единственном местонахождении, или в единичной пробе при химическом препарировании осадочных пород.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КЕМБРИЙСКИХ ПТЕРОБРАНХИЙ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Находки граптолитов, в целом принадлежащих птеробранхиям, в среднем и верхнем кембрии Сибирской платформы известны со середины прошлого века (Обут, 1964; Обут, Соболевская, 1967; Obut, 1974; Сенников, 1978, 1996, 1998; Обут, Сенников, 1988, 1990; Обут и др., 1984; Sennikov, 1994). Многочисленные местонахождения с кембрийскими граптолитами были встречены в Оленекском, Норильско-Хараулахском, Котуйско-Игарском и Турухано-Иркутско-Олекминском фациальных регионах Сибирской платформы (Решения..., 1983).

К «пионерным» сведениям о находке рабдоплеурид (группа среди птеробранхий, в том числе современных, не относимая к вымершей группе граптолитов) в кембрии Сибирской платформы следует отнести работу А.М. Обути и Р.Ф. Соболевской (1967). Опубликованный в цитированной работе таксон *Fasciculitubus tubularis* Obut et Sobolevskaya был описан из Норильско-Хараулахского фациального региона платформы как новый вид тубоидных граптолитов. Позднее, этот «граптолитовый» таксон на основе сравнительного анализа его строения с морфологией представителей среднекембрийских птеробранхий – рабдоплеурид родового таксона *Rhabdotubus* Bengtson et Urbanek (1986), был отнесен к рабдоплеуродам как самостоятельный сибирский род *Fasciculitubus*, близкий к роду *Rhabdotubus* (Сенников, 1996).

Первая информация о сибирском кембрийском местонахождении на р. Укукит (левый приток р. Оленек) в Оленекском фациальном регионе на Сибирской платформе не только с хорошо сохранившимися склеротизированными колониями птеробранхий (рабдоплеурид) в виде экзоскелетов (ценоциумов – соеносеум), но и с мягкими тканями отдельных зооидов внутри ценоциумов, была опубликована в конце века (Durman, Sennikov, 1993). На таком сибирском материале, по которому был выделен вид *Rhabdopleura obuti*, впервые для палеозойских ископаемых рабдоплеурид удалось наблюдать не только строение экзоскелета, но и преобразованные остатки мягких тканей зооидов.

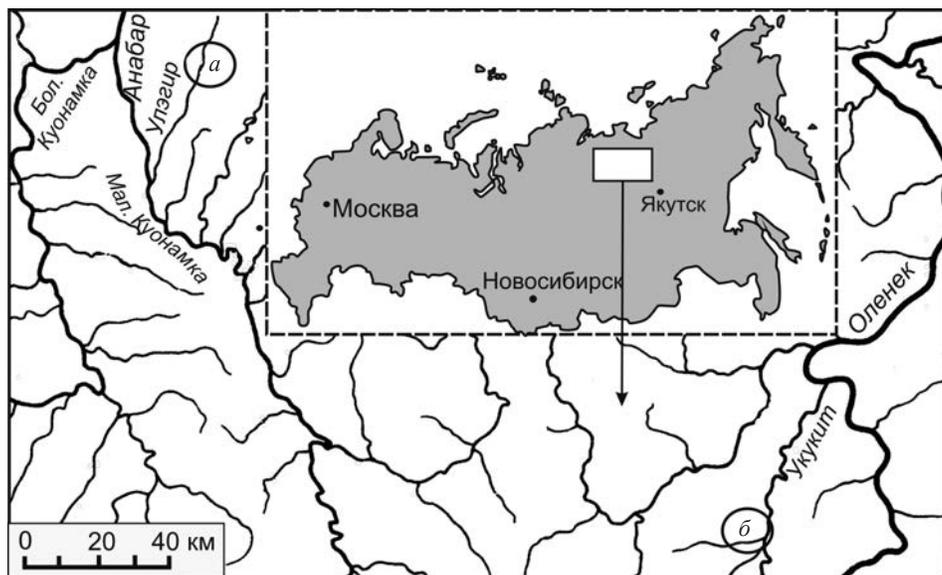


Рис. 1. Расположение местонахождений с изученными среднекембрийскими рабдоплеуридами на Сибирской платформе: *а* – р. Улэги́р (правый приток р. Малая Куонамка); *б* – р. Укуки́т (левый приток р. Оленек).

В дальнейшем автору настоящей статьи удалось сосредоточить и изучить весь имеющийся в отдельных коллекциях материал по кембрийским птеробранхиям северо-востока Сибирской платформы не только из упомянутого выше разреза на р. Укукит (левый приток р. Оленек), но также из других местонахождений, включая разрез на р. Улэги́р (Юлэги́р), являющейся правым притоком р. Малая Куонамка (рис. 1). Этот материал положен в основу настоящей публикации.

СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Первое из рассматриваемых в настоящей работе местонахождений с рабдоплеуридами находится на р. Улэги́р (Юлэги́р), являющейся правым притоком р. Малая Куонамка, в 30 км выше ее устья, в Оленекском фациальном регионе Сибирской платформы в разрезе джахтарской свиты, относимой к одноименному горизонту. Местонахождение располагается на стратиграфическом уровне ниже трилобитовой зоны *Lejopyge laevigata*, в верхах подстилающей ее местной трилобитовой зоны *Anomocarioides*, ранее условно именовавшейся, путем сопоставления с балто-скандинавской шкалой, зоной *Paradoxides forchhammeri* (Решения..., 1983) (рис. 2). В местонахождении на р. Улэги́р найдена полная, хорошо развитая, не разрушенная на фрагменты колония (ценоциум), с хорошо выраженным и проявленным в деталях внешним экзоскелетом. Мягкие ткани зооидов

Международная стратиграфическая шкала (Gradstein et al., 2012)				Общая стратиграфическая шкала России (Постановления..., 2008)			Региональные и местные подразделения Сибирской платформы (Решения..., 1983; Фанерозой..., 1984)		
Система	Отдел	Ярус	Абсолютный возраст, млн. лет	Система	Отдел	Ярус	Оленекский фациальный район		
							Горизонт	р. Оленек	р. Малая Куонамка
								Свита	
Кембрийская	Третий отдел	Гушанский	497,0	Кембрийская	Средний	Майский	Силигирский		Зеленоцветная
		Друмский	500,5				Джахтарский		
		504,5	Джахтарская Силигирская						

Рис. 2. Стратиграфическое положение местных среднекембрийских стратонев Сибирской платформы, содержащих изученных птеробранхий.

птеробранхий в этом местонахождении не сохранились. Разрез на р. Улэгир с новым описанным ниже видом рабдоплеурид представлен чередованием известняков, глинистых известняков, мергелей, аргиллитов зеленовато-серых, коричнево-бурых и пестро-окрашенных. Ценоциум нового вида рабдоплеурид располагается на ровной поверхности глинистого известняка. Птеробранхия найдена совместно с комплексом граптолитов *Dithocoidea*.

Второе местонахождение на р. Укукит, левом притоке р. Оленек, в ее средней части, в Оленекском фациальном регионе на северо-востоке Сибирской платформы, с наблюдаемыми в породе мягкими тканями рабдоплеурид можно условно отнести к относительно редкому фациальному типу сохранности палеонтологических остатков – лагерштатту (“Lagerstatt”). Это лагерштатто-подобное местонахождение расположено в разрезе зеленоцветной свиты, сопоставляемой с джахтарским и силигирским горизонтами. Стратиграфически находка рабдоплеурид приурочена

к нижней части трилобитовой зоны *Lejopyge laevigata*, которая коррелируется с нижней частью силигирского горизонта (Решения..., 1983) (рис. 2). По первому появлению в разрезе (First Appearance Data) трилобитового таксона *Lejopyge laevigata* (Dalm.) в настоящее время маркируется основание гужанского яруса (Guzhangian Stage) третьего отдела (Series) кембрийской системы в Международной стратиграфической шкале (Gradstein et al., 2012). Зеленоцветная свита Оленекского фациального региона Сибирской платформы представлена в районе лагерштатто-подобного местонахождения на р. Укукит ритмичным переслаиванием серых и светло-зеленовато-серых средне-плитчатых известняков, глинистых известняков, мергелей и глинистых алевролитов (Решения..., 1983). Многочисленные ценоциумы (=колонии) (соеноеcium=colony) и отдельные разрозненные части трубок рабдоплеурид *Rhabdopleura obuti* с отпечатками мягких тканей найдены на ровных и слабovolнистых поверхностях глинистых известняков.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В последние 15–20 лет специалисты, изучающие ископаемых рабдоплеурид, использовали систематику высших таксонов, предложенную русским биологом В.Н. Беклемишевым (1951, 1964) и дополненную польскими палеонтологами (Mierzejewski, Kulicki, 2001, 2003). Согласно такой систематике все птеробранхии, включая рабдоплеурид, входят в класс граптолитойдей:

ТИП (PHYLUM) HEMICHORDATA BATESON, 1885

Класс (Class) Graptolithoidea Lapworth *sensu* Beklemishev, 1951
[=Класс Graptolithina Bronn, 1849 + Класс Pterobranchia Lankester, 1877)

Отряд (Order) Rhabdopleuroidea Beklemishev, 1951

Семейство (Family) Rhabdopleuridae Harmer, 1905

Род (Genus) *Rhabdopleura* Allman, 1869

Ранг таксонов в приведенной выше классификации принимался не всеми специалистами. Так, ряд исследователей (Rickards, Durman, 2006; Sato et al., 2008) использовали следующую иерархию таксонов крупного ранга:

Подтип (Subphylum) Hemichordata Bateson, 1885

Класс (Class) Graptolithoidea Lapworth

Недавно была предложена иная классификация высших таксонов (Mitchell et al., 2013; Maletz, 2014), в соответствии с которой граптолиты, в ранге подкласса, входят в состав класса птеробранхий, а семейство рабдоплеурид, в свою очередь, входит в подкласс граптолитин:

ТИП (PHYLUM) HEMICHORDATA BATESON, 1885

Класс (Class) Pterobranchia Lankester, 1877

Подкласс (Subclass) Graptolithina Bronn, 1849

Incertae sedis Семейство (Family) Rhabdopleuridae Harmer, 1905

Род (Genus) *Rhabdopleura* Allman, 1869

Ниже приведено монографическое описание изученных среднекембрийских рабдоплеурид с Сибирской платформы.

Rhabdopleura sibirica Sennikov sp. n.

Табл. I, фиг. 1.

Этимология – *sibirica* – латинское от географического – Сибирь (Sibir’).

Голотип. *Rhabdopleura sibirica* Sennikov, табл. I, фиг. 1. Хранится под № 2073/1 в Центральном Сибирском геологическом музее в Новосибирске, Россия. Средний кембрий, майский ярус, джахтарская свита, относимая к одноименному горизонту на р. Улэбир (Юлэбир), являющейся правым притоком р. Малая Куонамка, в 30 км выше ее устья, в Оленекском фациальном регионе Сибирской платформы (коллекция Б.Г. Лопатина, точка 553, 1960 г.).

Описание. Главная столональная трубка не имеет ответвлений в виде дополнительных столональных трубок. Возможно, что дихотомия столональной трубки с бифуркацией столона (bifurcation of stolon) все же присутствовала. Однако, такие редкие ответвлявшиеся вновь образованные столональные трубки по своей длине были близки к зооидальным трубкам и в палеонтологическом материале не поддаются однозначному опознаванию. Кроме того, так как часть зооидальных трубок не поднималась перпендикулярно вверх от зооидальной трубки, а располагалась вдоль дна и была стелящимися трубками (creeping tubes), то идентифицировать среди них предполагаемые дополнительные столональные трубки не представляется возможным. Таким образом, приходится констатировать, что от единой главной стелящейся (creeping) столональной (stolonal) трубки (tube) отходили только многочисленные зооидальные трубки. У зооидальных трубок их придерживающая и прилипшая к столональной трубке часть (adherent part) очень маленькая. Эти трубки практически почти полностью состояли из свободной части (free part).

Зооидальные трубки нового описываемого вида рабдоплеурид отходят от столональной трубки так часто, что практически отсутствуют свободные от зооидальных трубок ее части. Поэтому отпечаток столона вдоль столональной трубки проявлен очень слабо. Возможно, что такой столон (как и в зооидальных трубках столонны к конечным зооидам и почкам, как правило, мягкие – gymnocaulus = soft stolon) у форм таксона *Rhabdopleura sibirica* sp. n. не был заключен в оболочку из тонкой хитиноподобной пленки, хотя его и следует именовать по его функциональному назначению, как орган колонии, от которого отпочковываются различные зооиды, с образованием различных трубок, пектокаулюсом (pectocaulus). Такое явление отсутствия склеротизации пектокаулюса ранее предполагалось для других кембрийских рабдоплеурид – для представителей рода *Rhabdotubus* (Bengtson, Urbanek, 1986).

Зооидные трубки у нового описываемого вида не имеют отчетливого зигзагообразного шва на фузеллюсах. Таким строением изученные формы резко отличаются от современных рабдоплеурид, например, от форм *Rhabdopleura compacta* (Mierzejewski, Kulicki, 2003), для которых типично достаточно частое соединение фузеллюсов нерегулярным зигзагообразным швом.

Размеры. Цецоциум (=колония) (coenocium = colony) длиной 19.6 мм. Длина зооидальных трубок у нового вида от 5.0–5.5 до 6.0–6.5 мм, а ширина 0.35 мм. Толщина фузеллюсов на зооидальных трубках около 0.03 мм. В 1 мм их помещается от 27–30 до 33–40.

Сравнение. По общей форме колонии, по характеру строения главных и боковых ветвей изученные формы несомненно относятся к представителям рода *Rhabdopleura*. Описываемый таксон *Rhab. sibirica* sp. n. по длине и диаметру столональных и зооидальных трубок, по ширине фузеллюсов в трубках значительно отличается от известных современных и ископаемых видов рода *Rhabdopleura*. От вида *Rhab. obuti* новый вид отличается частыми зооидальными трубками, меньшей толщиной фузеллюсов и большим их числом в единице измерения. От вида *Rhab. hollandi* новый таксон отличается более длинными (5.0–6.5 мм против 1.0–1.5 мм) и частыми зооидальными трубками – у *Rhab. hollandi* на некоторых относительно протяженных участках столональной трубки полностью отсутствуют зооидальные трубки.

Новый таксон *Rhabdopleura sibirica* sp. n. по признаку наличия в некоторых местах зооидальных трубок редких мест соединения фузеллюсов незначительным по протяженности незакономерным швом близок к представителям видов *Rhabdopleura primaevus*, *Rhabdopleura kozlowski*, *Rhabdotubus johanssoni*, имеющих в ряде случаев сходный тип рисунка сочленения фузеллюсов (Kozlowski, 1961, 1970; Kulicki, 1969, 1971; Bengtson, Urbanek, 1986; Durman, Sennikov, 1993; Rickards et al., 2001).

Замечание. Новая кембрийская форма рабдоплеурид *Rhabdopleura sibirica* sp. n. кроме общей формы цецоциума и характера образования зооидальных и столональных трубок отличается от представителей других родов птеробранхий – от форм вида *Rhabdopleuroides expectatus* Kozlowski, имеющих строгий зигзагообразный рисунок сочленения фузеллюсов (Kozlowski, 1961), а также от форм вида *Eorhabdopleura urbaneki* Kozlowski, для которых характерен нерегулярный, но часто наблюдаемый зигзагообразный шов сочленения фузеллюсов на трубках (Kozlowski, 1970), незначительным по протяженности незакономерным швом.

Образ жизни. Описанные представители птеробранхий *Rhabdopleura sibirica* sp. n. были типичными бентосными колониальными организмами. Такие колонии-цецоциумы были, вероятно, не инкрустирующего типа, а стелящегося по дну типа, как распространено у большинства представи-

телей видовых таксонов рода *Rhabdopleura*. Но, вследствие того, что дивергенция у главной столональной трубки, возможно, отсутствовала, зооидальные трубки практически не имели прилипшей части (adherent part), то колония *Rhabdopleura sibirica* sp. n. с главной столональной трубкой в виде стелящегося стебля (creeping stem) имела линейную форму. Такая линейная форма колонии нового описываемого вида рабдоплеурид имеет сходство с формой колоний у ряда граптолитовых таксонов, например, таких как *Ptilograptus* Hall и *Aspidograptus* Bulman (Обут, 1964; Bulman, 1970). Зооидальные трубки, как у всех других видов рода *Rhabdopleura*, у нового описываемого вида поднимались вверх и отходили в стороны от столональной трубки.

Распространение. Средний кембрий, майский век, джахтарский горизонт, джахтарская свита, трилобитовая зона *Anomocarioides*, приблизительно в 25–30 м стратиграфически ниже нижней границы трилобитовой зоны *Lejopiga laevigata*, совместно с комплексом граптолитов *Dithocoidea*. Сибирская платформа, Республика Саха (Якутия), р. Улэгир (Юлэгир), являющаяся правым притоком р. Малая Куонамка в 30 км выше ее устья, коллекция Б.Г. Лопатина, точка 553, 1960 г.

Материал. Одна колония с главной трубкой и ответвляющимися боковыми трубками хорошей сохранности в полурельефных отпечатках.

Rhabdopleura obuti Durman et Sennikov, 1993

Табл. I, фиг. 2–5; табл. II, фиг. 1–3; рис. 3

Rhabdopleura obuti: Durman, Sennikov, p. 284, pl. 1, fig. 1–4; pl. 2, fig. 1–6; text-fig. 1–4.

Голотип. *Rhabdopleura obuti* Durman et Sennikov, 1993, pl. 1, fig. 1. Средний кембрий, майский ярус, зеленоцветная свита, местонахождение на р. Укукит, левом притоке р. Оленек, в ее средней части, в Оленекском фациальном регионе на северо-востоке Сибирской платформы (точка 1738В, сборы К.С. Забурдина, 1957 г.). Хранится под № 962 в Центральном Сибирском геологическом музее в Новосибирске, в России. Паратип хранится под № SM X 23262–23264 в Седжвикском музее (Sedgwick Museum) в Кембридже (Cambridge), в Великобритании.

Описание образца № 1 (табл. II, фиг. 1–3; рис. 3). Отдельный крупный трубкоподобный объект с хорошо выраженными фузеллюсами. Практически на каждом фузеллюсе видно его веретенообразное строение, однако отчетливый зигзагообразный шов из соединений фузеллюсов наблюдается только на небольших отрезках трубки.

Внутри дистальной части объекта на расстоянии около 1.5 мм от ее слабо скошенного конца в полурельефном отпечатке виден зооид (рис. 3б). Выше туловища (тела) (trunk) располагаются щупальца (tentacle). Отчетливо различимы две группировки щупалец по четыре в каждой, отвечающих паре лофофор (lophophore).

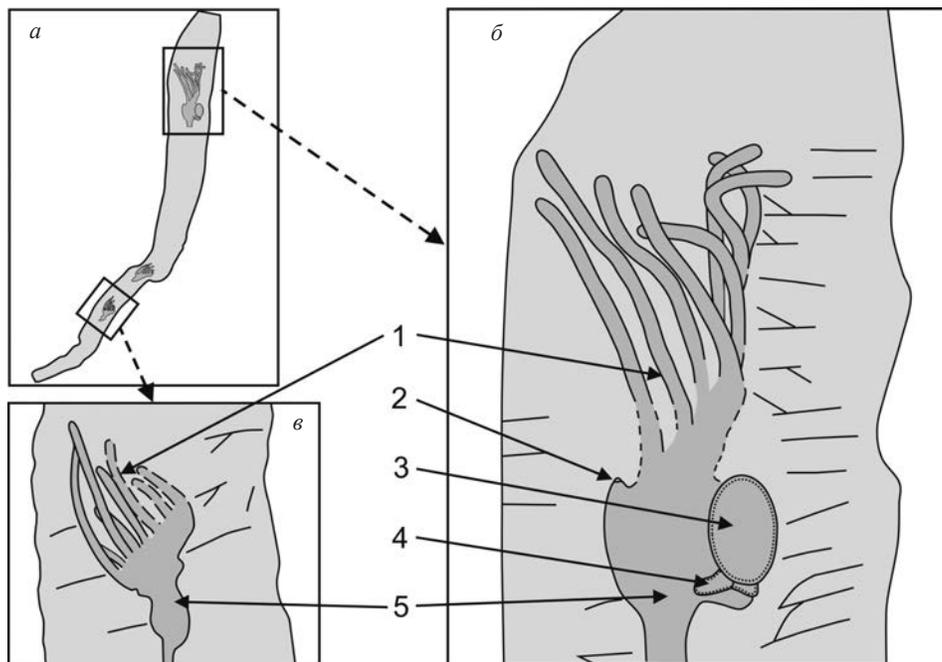


Рис. 3. Реконструкция зоидов в трубке и конфигурации их органов у *Rhabdopleura obuti* Durman et Sennikov: а – трубка с зоидами, б – втянутый зоид, в – зачаточный зоид; 1 – лофофоры, 2 – анус, 3 – плевральный диск, 4 – рот, 5 – туловище.

Ниже рассматриваемого зооида в трубке наблюдается стебелеподобный ценосарк (cenosark) длиной 0.5 мм, переходящий в слабо видимый отпечаток мягкого столона (gymnocaulus = soft stolon). Не исключено, что описываемая как ценосарк часть рабдоплеуды, на самом деле, могла быть сокращенным (сжатым) стеблем (contractile stalk).

На расстоянии 3.6 мм от описанного зооида, в средней части изученного объекта наблюдается плохо различимый по своему строению второй зоид, общей (туловище и лофофоры) длиной 0.7–0.8 мм и шириной 0.35 мм. У него различима одна пара лофофор, которые снабжены щупальцами. Ниже на 0.75 мм в направлении проксимальной части рассматриваемого объекта наблюдается хорошо сохранившийся третий зоид общей длиной 0.35 мм и шириной 0.25 мм (рис. 3в). У этого зооида видна пара лофофор с 4 или 5 щупальцами на каждом из них. Далее к проксимальному концу изучаемого объекта наблюдается плохо сохранившийся стolon. В крайне проксимальной части трубки, возможно, сохранилась часть туловища зооида или лофофор.

По приведенным выше морфологическим особенностям можно предположить, что рассматриваемый первый зоид является концевым (конеч-

ным) терминальным зооидом (terminal zooid) внутри зооидальной трубки. При таком предположении, ниже к зооиду должен был подходить не настоящий склеротизированный (sclerotized) столон (stolon) (pectocaulus), а мягкий столон (gymnocaulus). Развивая и далее такую трактовку строения описываемого объекта, ниже на столоне в средней части трубки располагается последний и еще ниже в проксимальной части трубки предпоследний из образующихся юных зооидов (почек). Два последних зооида (почки), судя по их размерам, еще не до конца развились во взрослые зооиды. Зооиды при полном развитии должны продырявливать стенку трубки и образовывать зооидальные трубки (или новые дополнительные столональные трубки). Таким образом, нижние две трети описываемого объекта могут относиться к столональной трубке (точнее к какой-то части длинной столональной трубки), а верхняя (дистальная) часть после коленообразного изгиба – к зооидальной трубке.

В самом проксимальном конце описанного экземпляра также возможно наблюдается след протравливания столональной трубки зооидом, с начальной стадией образования новой зооидальной (или столональной) трубки.

Нельзя полностью отказываться и от другой версии – в средней и проксимальной частях рассматриваемой трубки располагались так называемые зимовочные зооиды (hiberna cula).

Но, наиболее вероятно, что первый крупный зооид, наблюдаемый в дистальной части трубки, являлся втянутым зооидом (retracted zooid). Невозможно исключить, что это был вытянутый (удлиненный) зооид (extended zooid) внутри зооидальной трубки, с прикрепленным к нижней его части сокращенным (сжатым) стеблем (contractile stalk).

Размеры. Длина описанной трубки 10.2 мм. В дистальной части трубки ее диаметр равен 1.1 мм (к концу возможно утонение), в средней части трубки – 0.7-0.75 мм, а в проксимали – 0.33–0.35 мм. Толщина фузеллюсов (fusellus) 0.08–0.12 мм. В 2.5 мм помещается около 25 фузеллюсов.

Туловище (trunk) первого описанного выше зооида имеет длину 0.5 мм, ширину 0.4 мм, с обломком столона длиной 0.45 мм. От туловища отходит одна пара лофофор (lophophore), со щупальцами, имеющими длину 0.8–0.9 мм и толщину 0.07–0.08 мм. На туловище обособляется плевральный диск (pleural disc) овальной формы высотой около 0.25 мм и шириной 0.2 мм. Ниже плеврального диска просматриваются две вытянутых полукруглых складки (около 0.05 мм), вероятнее всего, отвечающих ротовой полости (mouth). На противоположной от плеврального диска стороне туловища наблюдается бугорок, отвечающий положению ануса (anus).

Описание образца № 2 (табл. I, фиг. 4, 5). Столональные трубки с достаточно частой дихотомией, с бифуркацией склеротизированного столона – пектокаулюса (bifurcation of sclerotized stolon – pectocaulus) (табл. I, фиг. 5). Зооидальные трубки редки.

Размеры. Столональные трубки дихотомируют с интервалом в 2.0 мм. Зооидальные трубки длиной до 6.5 мм. Ширина столональных трубок достигает 0.7 мм (в местах дивергенции – 1.1 мм), а ширина зооидальных – от 0.4–0.5 мм в их проксимальных частях до 0.8 мм в дистальных частях. В зооидальных трубках зооиды не сохранились и наблюдаются только столоны. Также возможно, что концы таких трубок, где могли бы сохраниться отпечатки зооидов, вероятнее всего, обломаны. Диаметр столона – 0.05 мм. Толщина фузеллюсов около 0.1 мм. Зигзагообразного шва соединения фузеллюсов не фиксируется. В 2.5 мм помещается 25–30 фузеллюсов.

Описание образца № 3 (табл. 1, фиг. 2, 3). Обломок колонии со столональной трубкой и четырьмя зооидальными трубками, а также отдельные шесть обломков зооидальных трубок.

Размеры. Ширина столональных трубок 0.4–0.5 мм. Наблюдается дихотомия столональных трубок. Длина зооидальных трубок до 5.0–6.0 и более миллиметров, а ширина от 0.4–0.6 мм до 1.0 мм. Часть зооидальных трубок сильно завернуты, практически в полукольца. Толщина фузеллюсов 0.06–0.08 мм. В 2.5 мм помещается более 25 фузеллюсов.

Замечание. Явление образования кольцевых структур характерно для проксимальных частей ценоциумов современных рабдоплеурид, например, у вида *Rhabdopleura normani* (Schepotieff, 1907–1908).

Описание образца № 4. Обломок колонии с тремя трубками.

Размеры. Трубки шириной 0.6 мм и 0.8–1.0 мм. Длина трубок 20.0 мм, 22.0 мм и 29.0 мм. Толщина фузеллюсов 0.08–0.1 мм. В 2.5 мм помещается около 30 фузеллюсов.

Сравнение. Описанные формы имеют близкие характеристики, сравнимые с параметрами образцов голотипа и паратипа сибирского материала вида *Rhabdopleura obuti* (Durman, Sennikov, 1993).

От других видов рода *Rhabdopleura* описываемый вид отличается общей конфигурацией ценоциума, размерами и формой зооидальных и столональных трубок, выраженностью зигзагообразного шва срастания фузеллюсов. От современного вида *Rhabdopleura compacta*, кроме перечисленных выше параметров ценоциума, изученные формы *Rhab. obuti* отличаются характеристиками мягких тканей зооидов. Так у *Rhab. compacta* количество щупалец на двух лофофорах не менее чем два десятка на каждом (Stebbing, Dilly, 1972; Briggs et al., 1995), а у *Rhab. obuti* таких щупалец только четыре на каждом из двух лофофор.

Распространение. Средний кембрий, майский век, силигирский горизонт, зеленоцветная свита, нижняя часть трилобитовой зоны *Lejopyge laevigata*. Сибирская платформа, Республика Саха (Якутия), бассейн р. Укукит, левого притока р. Оленек в ее средней части, коллекция Н.П. Лазаренко, сборы К.С. Забурдина, 1957 г., точка 11644г. Типовой материал рассматриваемого вида (Durman, Sennikov, 1993) был описан из местонахож-

дения (точка 1738В, сборы К.С. Забурдина, 1957 г.), также расположенного в бассейне р. Укукит в зеленоцветной свите.

Материал. Четыре каменных плитки-образца с несколькими разоб-
щенными трубками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сибирском среднекембрийском материале из местонахождения в разрезе джахтарской свиты на р. Улэгир (Юлэгир) в Оленекском фациальном регионе Сибирской платформы выделен новый вид рабдоплеурид. Полностью сохранившаяся крупная колония-ценоциум состоит из длинной столональной трубки и отходящих от нее многочисленных зооидальных трубок.

В сибирском лагерштатто-подобном местонахождении в разрезе зеленоцветной свиты на р. Укукит в Оленекском фациальном регионе Сибирской платформы наблюдается хорошая сохранность палеонтологического материала, как внешних трубок экзоскелета – ценоциумов, так и мягких тканей зооидов. Цветовая гамма ценоциумов изученных кембрийских сибирских птеробранхий близка к цветовой гамме (красный, оранжевый, коричневый) современных птеробранхий. Темно-коричневая, до черной, окраска склеротизированного столона – пектокаулюса (*pectocaulus*), в сибирском кембрийском материале также близка к цвету пектокаулюсов современных рабдоплеурид. В сибирском среднекембрийском описанном материале встречаются фрагменты кольцевых структур проксимальных частей образования колоний, сходные по очертаниям с аналогичными проксимальными структурами у современных ценоциумов рабдоплеурид. В структуре стенок трубок ценоциумов сибирских кембрийских рабдоплеурид отмечаются отдельные фузеллюсы и в ряде случаев хорошо выраженный зигзагообразный шов их срастания. Концы трубок, внутри которых помещаются втянутые зооиды, имеют, как и представители современных рабдоплеурид, слабо скошенные концы.

Мягкие ткани зооидов и почек в сибирском среднекембрийском материале сохранились в прижизненном полуобъемном состоянии. Среди зооидов встречаются как концевые зооиды, так и другие зооиды. В строении зооидов сибирских среднекембрийских рабдоплеурид наблюдаются большинство из морфологически обособленных органов, известных у современных птеробранхий – округлый плевральный диск (*pleural disc*), рот, лофофоры (*lophophores*), снабженные щупальцами (*tentacle*), анус (*anus*). Также можно наблюдать склеротизированный пектокаулюс (*pectocaulus*) и не склеротизированный мягкий гимнокаулюс (*gymnocaulus*). Общая конфигурация строения тела зооидов и относительные размеры отдельных органов по отношению друг к другу близки к аналогичным параметрам, известным у современных представителей рода *Rhabdopleura* Allman. Это

свидетельствует о высокой степени консервативности морфогенеза рабдоплеурид на протяжении 500 млн. лет.

Работа выполнялась в рамках исследований по проекту СО РАН в Интеграционной программе Российской академии наук «Происхождение и эволюция биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* 1951. К построению системы животных. Вторичноротые (*Deuterostomia*), их происхождение и состав // Успехи совр. биол. Т. 32, вып. 2 (5). С. 256–270.
- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. 429 с. Т. 2. 444 с.
- Обут А.М.* 1964. Отдел Гемихордовые. Основы палеонтологии. Иголокожие, гемихордовые. М.: Недра. С. 279–337.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* 1988. Новые материалы по среднекембрийским граптолитам Сибири // Граптолиты в истории Земли (*Graptolites in the Earth History*). Вильнюс: изд-во Вильнюсского ун-та. С. 28–31.
- Обут А.М., Сенников Н.В.* 1990. Кембрийские граптолиты в Сибири // 3-й междунар. симп. по кембр. сист. Тез. докл. Новосибирск. Изд-во Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. С. 47.
- Обут А.М., Сенников Н.В., Заславская Н.М.* 1984. Сибирские комплексы граптолитов и хитинозой на рубеже кембрия и ордовика // Геол. и геофиз. № 3. С. 3–8.
- Обут А.М., Соболевская Р.Ф.* 1967. Некоторые стереостолонаты позднего кембрия и ордовика Норильского района // Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М.: Наука. С. 45–64.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. 2008. С.-Петербург, изд-во ВСЕГЕИ, вып. 38. 131 с.
- Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири, Новосибирск, 1979. Ч. I. Верхний протерозой и нижний палеозой. Новосибирск. 1983. 215 с.
- Сенников Н.В.* 1978. Новые находки кембрийских граптолитов на Сибирской платформе // Вопросы изучения осадочной оболочки Земли. Новосибирск. Изд-во Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. С. 54–60.
- Сенников Н.В.* 1996. Граптолиты палеозоя Средней Сибири (систематика, филогения, биохронология, биологическая природа, палеозоогеография). Новосибирск: изд-во СО РАН, НИЦ ОИГГМ. 225 с.
- Сенников Н.В.* 1998. Новые таксоны граптолитов из среднего кембрия и ордовика Средней Сибири // Новости палеонтол. и стратигр. Вып. 1. Т. 39. С. 15–31.
- Фанерозой Сибири. 1984. Т. 1. Венд, палеозой. Новосибирск. Изд-во Наука. 190 с.

- Allman G.J. 1869. On Rhabdopleura // Quart. j. microsc. sci. N 9. P. 57–63.
- Bateson W. 1885. The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*, with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta // Quart. j. microsc. sci. V. 25. P. 81–122.
- Bengtson S., Urbanek A. 1986. *Rhabdotubus*, a Middle Cambrian Rhabdopleurid Hemichordate // Lethaia. V. 19. № 4. P. 293–308.
- Briggs D.E.G., Kear A.J., Baas M. et al. 1995. Decay and composition of the hemichordate Rhabdopleura: implications for the taphonomy of graptolites // Lethaia. V. 28. P. 15–24.
- Bronn H.G. 1849. Index Palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen / Eds H.R. Goppert, Herm.V. Meyer, H.G. Bronn. Zweite Abtheilung. B. Enumerator palaeontologicus: Systematische Zusammenstellung und geologische Entwicklungs-Gesetze der organischen Reiche. Stuttgart. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. P. 1–976.
- Bulman O.M.B. 1970. Graptolithina // Treatise on Invertebrate Paleontology, pt V (revised). Geol. soc. Amer. Kansas univ. xxxii, V163 p.
- Chapman A.J., Durman P.N., Rickards R.B. 1995. Rhabdopleuran hemichordates: new fossil forms and review // Proc. geol. assoc. V. 106. P. 293–303.
- Dilly P.N. 1973. The Larva of Rhabdopleura compacta (Hemichordata) // Mar. biol. V.18. P. 69–86.
- Dilly P.N. 1976. Some features of the ultrastructure of the coenecium of *Rhabdopleura compacta* // Cell. tiss. res. V. 170. P. 253–261.
- Dilly P.N. 1986. Modern pterobranchs: observations on their behaviour and tube building. Paleoecology and Biostratigraphy of Graptolites // Geol. soc. spec. publ. № 20. P. 261–269.
- Durman P., Sennikov N.V. 1993. A new Rhabdopleurid Hemichordate from the Middle Cambrian of Siberia // Palaeontology. V. 36. Pt 2. P. 283–296.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G., Ogg G.M. 2012. The Geologic Time Scale 2012. V. 1. Elsevier. 1144 p.
- Harmer S.F. 1905. The Pterobranchia of the Siboga-Expedition with an account of other species // Siboga expedition monograph. V. 26. P. 1–133.
- Kozłowski R. 1949. Decouverte du Pterobranch *Rhabdopleura* a'letat fossile dans le Cretace superieur en Pologne // Palaeontol. Pol. V. 3. № I–VIII. 71 p.
- Kozłowski R. 1956. Sur *Rhabdopleura* du Danien de Pologne // Acta palaeontol. Pol. V. 1. № 1. P. 3–21.
- Kozłowski R. 1961. Decouverte d'un Rhabdopleuride (Pterobranchia) Ordovicien // Acta palaeontol. Pol. V. 6. № 1. P. 3–16.
- Kozłowski R. 1970. Nonvelleus observations sur des *Rhabdopleurides* (Pterobranches) Ordoviciens // Acta palaeontol. Pol. V. 15. № 1. P. 3–17.
- Kulicki C. 1969. The discovery of *Rhabdopleura* (Pterobranchia) in the Jurassic of Poland // Acta palaeontol. Pol. V. 14. № 4. P. 537–552.

- Kulicki C.* 1971. New observations on *Rhabdopleura kozlowskii* (Pterobranchia) from the Bathonian of Poland // *Acta palaeontol. Pol.* V. 16. № 4. P. 415–428.
- Lankester E.R.* 1877. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers // *Quart. j. microsc. sci. New ser.* 17. P. 399–454.
- Maletz J.* 2014. The classification of the Pterobranchia (Cephalodiscida and Graptolithina) // *Bull. geosci.* V. 89. N 3. P. 1–64.
- Mierzejewski P.* 1986. Ultrastructure, taxonomy and affinities of some Ordovician and Silurian organic microfossils // *Palaeonol. Pol.* V. 47. P. 129–220.
- Mierzejewski P., Kulicki C.* 2001. Graptolite-like fibril pattern in the fisellar tissue of Paleozoic rhabdopleurid pterobranch // *Acta palaeontol. Pol.* V. 46. P. 349–366.
- Mierzejewski P., Kulicki C.* 2003. Cortical fibrils and secondary deposits in periderm of the hemichordate *Rhabdopleura* (Graptolithoidea) // *Acta palaeontol. Pol.* V. 48. № 1. P. 99–111.
- Mitchell C.E., Melchin M.J., Cameron C.B., Maletz J.* 2013. Phylogenetic analysis reveals that *Rhabdopleura* is an extant graptolite // *Lethaia.* V. 46. P. 34–56.
- Obut A.M.* 1974. New graptolites from the Middle Cambrian of the Siberian Platform // *Graptolite Studies in Honour of O.M.B. Bulman* // *Spec. pap. palaeontol. London.* № 13. P. 9–13.
- Rickards R.B., Chapman A.J., Temple J.T.* 1984. *Rhabdopleura hollandi*, a new ptero-branch hemichordate from the Silurian of the Llandovery district, Powys, Wales // *Proc. geol. asoc.* V. 95. № 1. P. 23–28.
- Rickards R.B., Durman P.N.* 2006. Evolution of the earliest graptolites and other hemichordates / Eds M.G. Basset, V.K. Deisler. *Stud. Paleozoic paleontol. Nat. mus. Wales. Cardiff, UK. Geol. ser.* 25. 92 pp.
- Rickards R.B., Hamedy M.A., Wright A.J.* 2001. A new assemblage of graptolites, rhabdopleuran hemichordates and chitinous hydroids from the late Arenig (Ordovician) of the Banestan area, east central Iran // *Alcheringa.* V. 25. N 2. P. 169–190.
- Rigby S.* 1994. Hemichordate skeletal growth: shared patterns in *Rhabdopleura* and graptoloids // *Lethaia.* V. 27. № 4. P. 317–324.
- Rigby S., Dilly P.N.* 1993. Growth rates of pterobranchs and the lifespan of graptolites // *Paleobiology.* V. 19. № 4. P. 459–475.
- Schepotieff A.* 1907–1908. Die Pterobranchier. Anatomische und histologische Untersuchungen über *Rhabdopleura normani* Allman und *Cephalodiscus dodecalops* M³Int // *Zool. Jahr.* V. 24–25. P. 193–238, 463–534, 553–608, 405–494.
- Sennikov N.V.* 1994. Siberian graptolite associations from Cambrian-Ordovician boundary beds // *Graptolite res. today.* Nanjing. Nanjung univ. press. China. P. 159–163. Pl. 1–2.
- Sato A., Rickards B., Holland P.W.H.* 2008. The origins of graptolites and other pterobranchs: a journey from ‘Polyzoa’ // *Lethaia.* V. 41. P. 303–316.
- Shepotieff A.* 1907. Die Pterobranchier. 1. Teil 1. Abschnitt. Die anatomie von *Rhabdopleura* // *Zool. jahr. abteil. anatomie und ointoginie der tiere.* 23. P. 463–534.

- Stebbing A.R.D.* 1970. The states and ecology of *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) from Plymouth // J. mar. biol. assoc. UK. V. 50. P. 209–221.
- Stebbing A.R.D., Dilly P.N.* 1972. Some observations on living *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) // J. mar. biol. assoc. UK. V. 52. P. 443–448.
- Urbanek A.* 1976. The problem of graptolite affinities in the light of ultrastructural studies on peridermal derivatives in Pterobranchs // Acta palaeontol. Pol. V. 21. № 1. P. 1–36.
- Urbanek A., Mierzejewski P.* 1984. The ultrastructure of the Crustoidea and the evolution of graptolite skeletal tissues // Lethaia. V. 17. № 1. P. 73–91.

The morphology of cambrian rhabdopleurids exoskeleton and soft tissues

N.V. Sennikov

The unique half-dimensional material with preserved soft tissue material of the ancient Cambrian rhabdopleurids from the Siberian Platform are studied. The structure of their external exoskeleton – coenocidium, tubes and fusellus have been analyzed, including elements of the soft tissues – hard and soft stolons, body of zooids, lophophores, pleural disk, mouth, and anus.

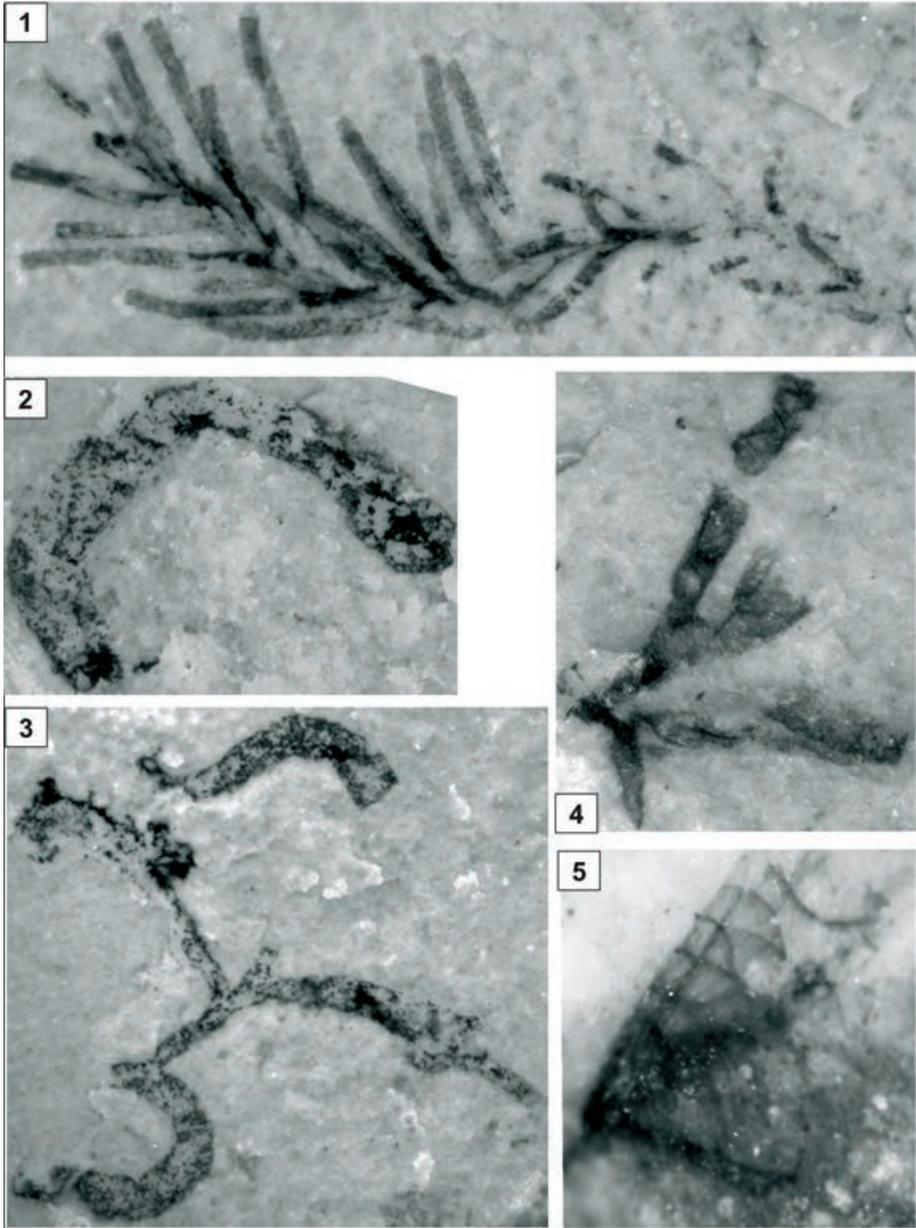
Key words: Cambrian, Siberian platform, rhabdopleurids, zooids.

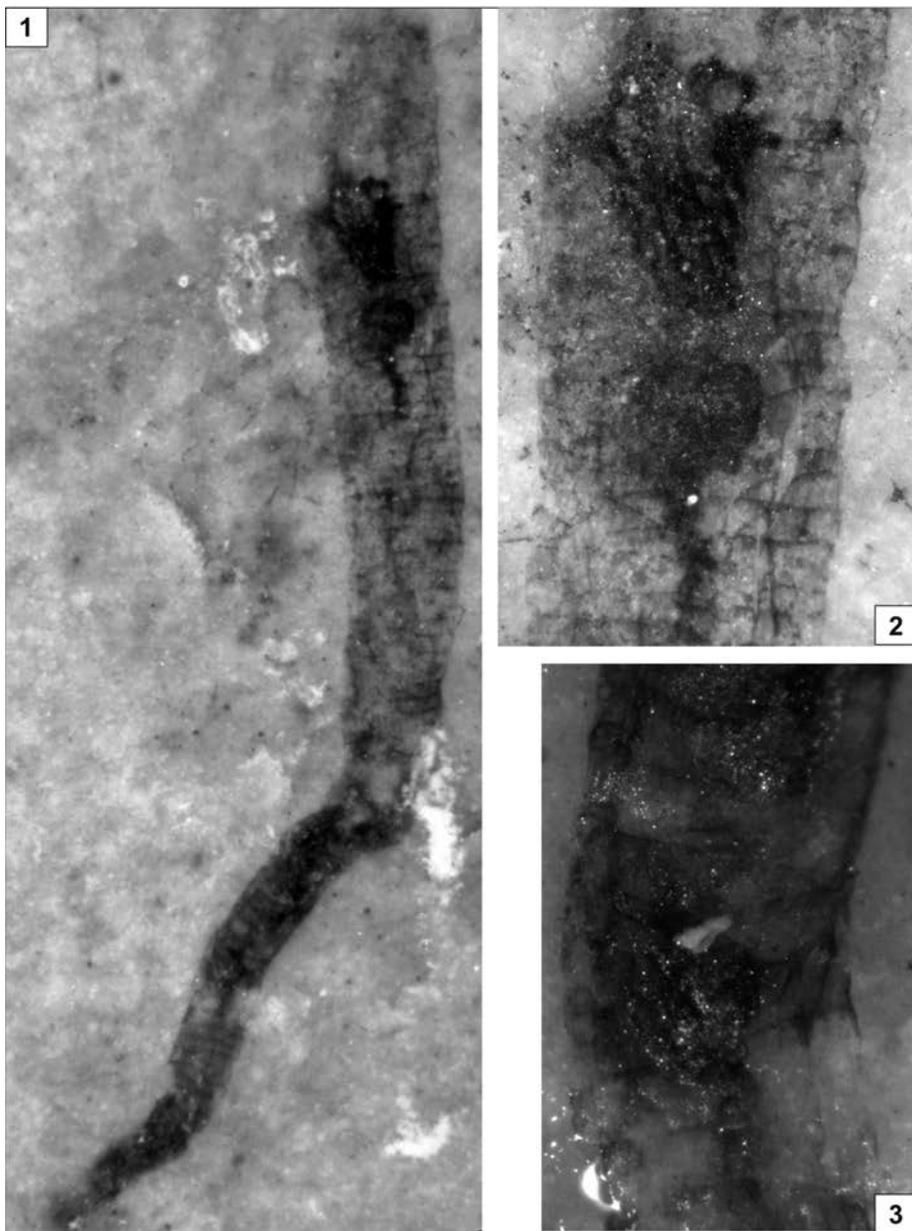
Объяснение таблицы I

Фиг. 1. *Rhabdopleura sibirica* Sennikov sp. n., № 2073/1; x8.5; р. Улэбир (Юлэбир – правый приток р. Малая Куонамка), точка 553, Сибирская платформа; кембрий, джахтарский горизонт, джахтарская свита.

Фиг. 2–5. *Rhabdopleura obuti* Durman et Sennikov: 2 – № 2073/2, x15; 3 – № 2073/3, x7.9; 4 – № 2073/4, x11; 5 – № 2073/5, x35; р. Укукит (левый приток р. Оленек), точка 11644г, Сибирская платформа; кембрий, силигирский горизонт, зеленоцветная свита.

Таблица I





Объяснение таблицы II

Фиг. 1–3. *Rhabdopleura obuti* Durman et Sennikov, № 2073/6: 1 – х23, 2 – х55, 3 – х110; р. Укукит (левый приток р. Оленек), точка 11644г, Сибирская платформа; кембрий, силигирский горизонт, зеленоцветная свита.

ВЛИЯНИЕ РАСТЯЖЕНИЙ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ТКАНЕЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ ОСЕВЫХ СТРУКТУР В РАННЕМ РАЗВИТИИ *XENOPUS LAEVIS*

Ю.И. Василегина, С.В. Кремнёв

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
yulavas26@mail.ru

Исследовали влияние механического натяжения на дифференцировку осевой мезодермы в двойных эксплантатах (сэндвичах) эмбриональных тканей *Xenopus laevis*, изолированных на стадиях от ранней гастрюлы до поздней нейрулы. Было показано, что в эксплантатах ранней гастрюлы растяжение ориентирует и стимулирует как закладку хорды и сомитов по отдельности, так, в особенности, их совместное (колокализованное) формирование. При этом растяжение способствовало закладке правильной анатомической структуры хорды, и усиливало экспрессию гена *Chordin* вне зависимости от наличия морфологически правильной закладки хорды. На стадии поздней гастрюлы стимулирующая роль искусственного растяжения на совместное формирование этих закладок была выражена слабее. На стадии поздней нейрулы сомиты могли формироваться в эксплантатах, не содержащих закладку хорды. Таким образом, на ранних стадиях формирование сомитов стимулируется контактами с хордой, причем совместное развитие обеих закладок является механозависимым, а на поздних стадиях развитие сомитов становится независимым от хорды. Натяжение тканей ориентирует закладку хорды, способствует установлению ее нормальной морфологии и усиливает экспрессию гена *Chordin*.

Одной из важных проблем биологии развития является выяснение механизмов сегментации осевой мезодермы. Большинство современных исследований по сегментации мезодермы посвящено так называемым молекулярным часам сомитогенеза (Pourquie', 2003). Часы работают за счет динамического изменения уровня экспрессии генов, которая распространяется от заднего конца тела к переднему. Фронт волны экспрессии останавливается в области формирования нового сегмента, и происходит

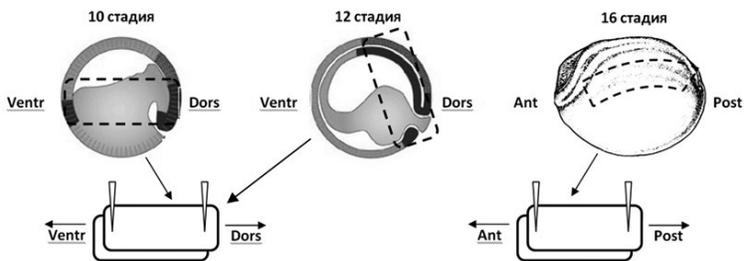


Рис. 1. Схема эксперимента: изготовление двойных эксплантатов (сэндвичей) на указанных стадиях развития. Пунктиром указаны границы вырезанных участков.

поочередное обособление отдельных сомитов. Следует отметить, что важную роль в передаче сигналов в ткани пресомитной мезодермы играет межклеточная адгезия (Saga, Takeda, 2001). Это способствует установлению градиентов различных транскрипционных факторов сигнальных путей Wnt, FGF и ретиноевой кислоты, которые в свою очередь и определяют пространственно-временную разметку процесса формирования сомитов.

На примере амфибий можно проследить разнообразие способов сегментации (Deuchar, Burgess, 1967; Hamilton, 1969). Так, у *Xenopus laevis* клетки сомитов совершают поворот на 90° относительно первоначальной ориентации и образуют стопки толщиной в одну клетку, а у *Ambistoma mexicanum* формируются розетки, которые потом обособляются от пресомитной мезодермы (Cooke, Zeeman, 1976). Хорда способствует пространственной организации сомитов, обеспечивая поворот клеток, и упорядоченному расположению их вдоль антерио-постериорной оси. Удаление хорды приводит к нарушению формы сомитов и изменению их количества (Malacinski, Youn, 1981; Koehl, Adams, Keller, 1990). Однако показано, что удлинение оси зародыша происходит даже при отсутствии хорды (Malacinski, Youn, 1982; Michael et al., 1998). Это может указывать на роль дополнительных механических факторов, необходимых для нормальной сегментации (Pearson, Elsdale, 1979). Между тем, возможное участие механических сил в формировании осевых зачатков почти не изучено. Данное исследование посвящено этому вопросу.

Работу проводили на двойных эксплантатах (сэндвичах) эмбриональных тканей шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*). Стадии развития везде указывали по Nieuwkoop and Faber (Nieuwkoop, Faber, 1994). Сэндвичи изготавливали из правой и левой частей презумптивной закладки осевой мезодермы с учетом изменения локализации этого материала на последовательных стадиях развития (рис. 1). Контрольные образцы инкубировали с введенными иглами в нерастянутом состоянии. Экспериментальные образцы растягивали на иглах в два приема – через 5 и 15 мин после изготовления сэндвича. Длина образцов после полного растяжения составляла 150%

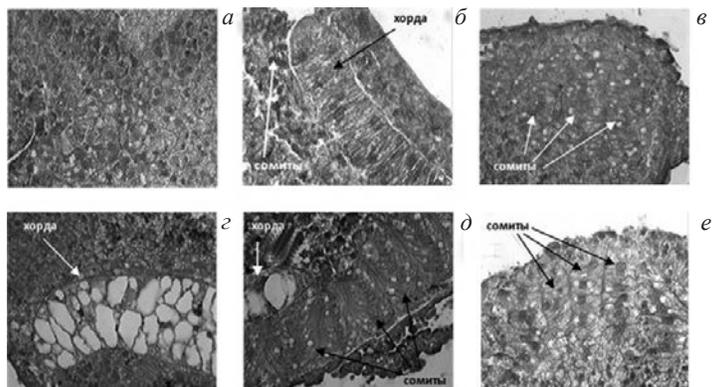


Рис. 2. Формирование осевых структур в нерастянутых (а–с) и растянутых (д–е) эксплантатах, изготовленных на стадиях 10–11 (а–с), 12 (б, д) и 16 (в, е).

относительно исходного размера. На стадиях 10–11 растяжение проводили в дорсо-вентральном, а на более поздних – в антерио-постериорном направлении. В период времени, соответствующий достижению нормальными зародышами стадии 23 стадии, контрольные и опытные образцы фиксировали в жидкости Буэна и обрабатывали рутинными методами для получения парафиновых срезов. На другой порции образцов, фиксированных на той же стадии, проводили гибридизацию *in situ* на хордальный маркер – ген *Chordin*.

Гистологический анализ эксплантатов, изготовленных на стадии ранней гастрюлы (10–11), показал, что в нерастянутых образцах в 65% случаев не обнаруживается закладок хорды и сомитов (рис. 2а, 3). В растя-

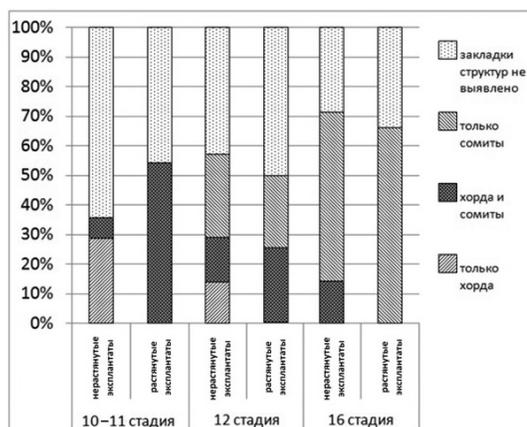


Рис. 3. Дифференцировка осевых структур в нерастянутых и растянутых эксплантатах, изготовленных на разных стадиях развития зародыша.

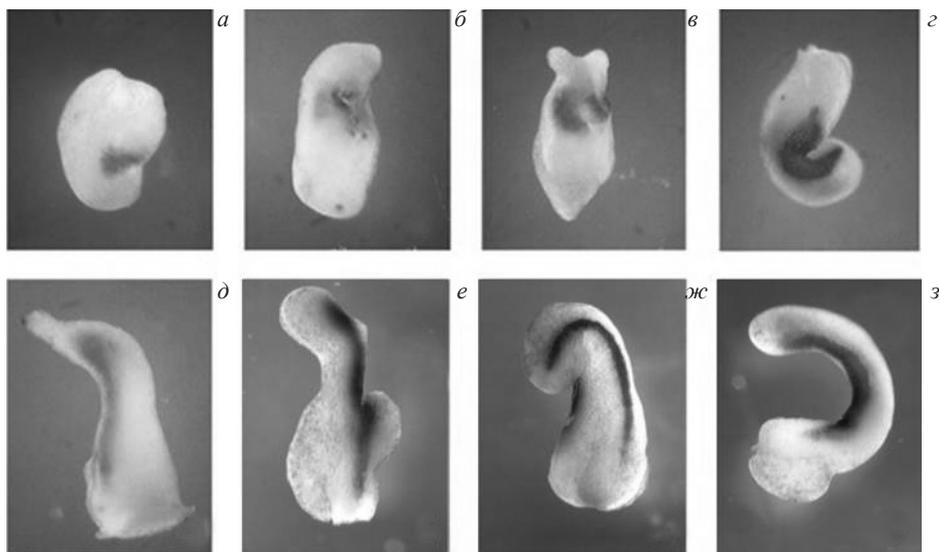


Рис. 4. Экспрессия гена Chordin в нерастянутых (*a–c*) и растянутых (*d–h*) эксплантатах с 10-й стадии развития.

нутых образцах процент таких недифференцированных сэндвичей сокращается до 48%. Когда осевые закладки присутствуют – хорда и сомиты преимущественно колокализуются, то есть соприкасаются и вытянуты в одном направлении. При этом если хорда изогнута, то сомиты располагаются со стороны ее выпуклой, то есть наиболее растянутой стороны (рис. 2*г*).

В эксплантатах с более поздней, 12-й стадии также около половины образцов – как растянутых, так и нерастянутых – остаются недифференцированными. Однако примерно в 25% случаев в образцах обеих групп обнаруживается закладка сомитов без хорды, что говорит о возможности автономного развития материала пресомитной мезодермы. В единичных нерастянутых эксплантатах на этой стадии формируются либо одиночные закладки хорды, либо хорда, колокализованная с сомитами (рис. 2*б, д*). Таким образом, на этой стадии отсутствие материала хорды не препятствует образованию сомитов, но если хорда присутствует – сомиты с ней колокализуются. Стадия 16 (поздняя нейрула) непосредственно предшествует сомитогенезу. Как в нерастянутых, так и в растянутых эксплантатах, изготовленных на этой стадии, сомиты формировались в отсутствие хорды (рис. 2*в, е*). При этом процент таких автономно возникших сомитов в растянутых эксплантатах был выше (рис. 3).

Таким образом, на ранних стадиях развития (ранняя и средняя гаструла) искусственное растяжение стимулирует совместное образование осевых структур (хорды и сомитов), тогда как на поздних стадиях растяжение умеренно стимулирует образование сомитов независимо

от хорды. Подчеркнем, что в эксплантатах, изготовленных на ранних стадиях развития, презумптивный материал осевой мезодермы растягивали в направлении, перпендикулярном нормальному (в дорсо-вентральном вместо антеро-постериорного). Это говорит о том, что ориентация хорды и сомитов на этих стадиях еще не предопределена и может быть переориентирована чисто механическими воздействиями. Затруднение или полная невозможность такой переориентации на более поздних стадиях может быть связана с тем, что расположение осевых органов к этому времени уже детерминировано естественными растяжениями, возникшими в результате гастрюляции.

Закладка сомитов на выпуклой (наиболее растянутой) стороне хорды показывает, что на ранних стадиях развития натяжения, ориентирующие сомитогенез, могут исходить от хорды. В таком случае контроль сомитогенеза механическими силами может быть двухфазным: вначале происходит непосредственно ориентация хорды, которая в свою очередь ориентирует закладку сомитов.

Экспрессия гена *Chordin* (рис. 4) была выявлена как в растянутых, так и в нерастянутых эксплантатах. При этом в растянутых образцах 10–11 стадий область экспрессии этого гена более вытянута и расположена ближе к дорсальной поверхности, тогда как при отсутствии растяжения область экспрессии гена *Chordin* остается нерастянутой и локализована на дорсальной стороне. Таким образом, для экспрессии этого гена растяжения не требуется, но в отсутствие последнего нарушается нормальная локализация и форма области экспрессии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

- Cooke J., Zeeman E.C.* 1976. A clock and wavefront model for control of the number of repeated structures during animal morphogenesis // *Theor. biol.* V. 58. P. 455–476.
- Deuchar E.M., Burgess A.M.C.* 1967. Somite segmentation in amphibian embryos: is there a transmitted control mechanism? // *Embryol. exp. morph.* V. 17. P. 349–358.
- Hamilton L.* 1969. The formation of somites in *Xenopus* // *Embryol. exp. morph.* V. 22. P. 253–264.
- Koehl M.A.R., Adams D.S., Keller R.E.* 1990. Mechanical development of the notochord in early tail-bud amphibian embryos // *Biomechanics of active movement and deformation of cells.* V. 42. P. 471–485.
- Malacinski G.M., Youn B.W.* 1981. Somitogenesis in the amphibian *Xenopus laevis*: scanning electron microscopic analysis of intrasomitic cellular arrangements during somite rotation // *Embryol. exp. morph.* V. 64. P. 23–43.
- Malacinski G.M., Youn B.W.* 1982. The structure of the anuran amphibian Notochord and a reevaluation of its presumed role in early embryogenesis // *Differentiation.* V. 21. P. 13–21.

- Michael K.R., Steven P.A., Glenda M.W. et al. 1998. Somite number and vertebrate evolution // *Development*. V. 125. P. 151–160.
- Nieuwkoop P.D., Faber J. 1994. Normal Table of *Xenopus laevis* (Daudin). Garland publ. inc. N.-Y.
- Pearson M., Elsdale T. 1979. Somitogenesis in amphibian embryos. I. Experimental evidence for an interaction between two temporal factors in the specification of somite pattern // *J. Embryol. exp. morph.* V. 51. P. 27–50.
- Pourquie' O. 2003. The segmentation clock: converting embryonic time into spatial pattern // *Science*. V. 301. P. 328–330.
- Saga Y., Takeda H. 2001. The making of the somite: molecular events in vertebrate segmentation // *Nat. rev. genet.* V. 2. P. 835–845.

The influence of tension on formation of axial structures from embryonic tissues during *Xenopus laevis* early development

Yu.I. Vasilegina, S.V. Kremnev

The influence of mechanical tension upon differentiation of the axial mesoderm in double explants (sandwiches) of *Xenopus laevis* embryonic tissues isolated during early gastrula – late neurula period of development has been studied. In explants from early gastrula stage the imposing of artificial tension orients and stimulates differentiation of notochord and somites separately from each other or in a joined fashion. Moreover, the tension contributes to improve the normal anatomical structure of notochord and increases the expression of Chordin independently from acquiring the normal morphological structure of notochord. In tensed explants prepared from late gastrula tissues a jointed somite-notochord differentiation was less expressed. Explants from late neurula stage could form somites without notochord. Thus, at the earlier stages the formation of somites was stimulated by the contacts with notochord and the development of the both structures was mechano-dependent. Meanwhile, at the later stages differentiation of somites became independent from the notochord. Tissue tension orients localization of the notochord, contributes to the establishment of its normal morphology and increases expression of Chordin.

УДК 598.13:591.471.31

КОСТНЫЙ ПАНЦИРЬ ЧЕРЕПАХ: ПРИРОДА УСТОЙЧИВОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

Г.О. Черепанов

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

Панцирь черепах характеризуется высокой степенью консерватизма базовой модели и в то же время широким спектром изменчивости на индивидуальном уровне. Составляющие мозаику панциря костные элементы имеют различное происхождение. Костальные и невральные пластинки карапакса представляют собой модернизированные элементы осевого скелета, пластинки пластрона – преобразованные кожные окостенения плечевого пояса и гастралии, перифериральные и супрапигальные пластинки схожи с остеодермами. Устойчивость и изменчивость строения различных частей панциря черепах имеет различную выраженность. Наибольшее число аномалий обнаруживается в каудальной части карапакса. Пластрон характеризуется морфологической стабильностью. Вариации в строение костного панциря выражаются: 1) в необычной форме/размере пластинок при нормальном их количестве, 2) в наличие дополнительных пластинок, 3) в отсутствие регулярных пластинок. В зависимости от морфогенетических причин аномалии подразделяются на: 1) вариации, обусловленные изменчивостью элементов осевого скелета или их контактов с дермой (невральные и костальные пластинки); 2) вариации, обусловленные изменчивостью мозаики роговых щитков (перифериральные пластинки); 3) вариации, связанные с нерегулярным остеогенезом или с нарушениями роста костей (супрапигальные пластинки, вставочные пластинки, срастание пластинок).

Ключевые слова: панцирь черепах, костные пластинки, аномалии, морфогенез, эволюция черепах.

ВВЕДЕНИЕ

Черепahi характеризуются уникальным планом строения посткраниального скелета. Их тело заключено в панцирь, состоящий из большого числа контактирующих между собой костных пластинок, формирующих своеобразную мозаику (рис. 1). У типичных черепах срединная область спинного щита (карапакса), состоит из медиальной ряда невральных пластинок в числе 6–8 штук, впереди которого располагается нухальный элемент, а сзади – 1–3 супрапигальные и пигальная пластинки. По бокам от неврального ряда лежат костальные пластинки обычно в количестве 8 пар. Края карапакса слагают периферальные пластинки, их насчитывается, как правило, 11 пар. Брюшной щит панциря (пластрон), составляют одна непарная и 5 парных костных пластинок. Это – расположенный медиально в передней доле пластрона энтопластрон и лежащая впереди и по бокам от него пара эпипластронов, а также составляющие центральную и заднюю части брюшного щита парные гиопластроны, гипопластроны и ксифипластроны.

План строения костного панциря очень стабилен. За время эволюции черепах он претерпел лишь незначительные, главным образом количественные изменения, связанные с редукцией некоторых элементов. Вместе с тем при исследовании современных форм было установлено, что кон-

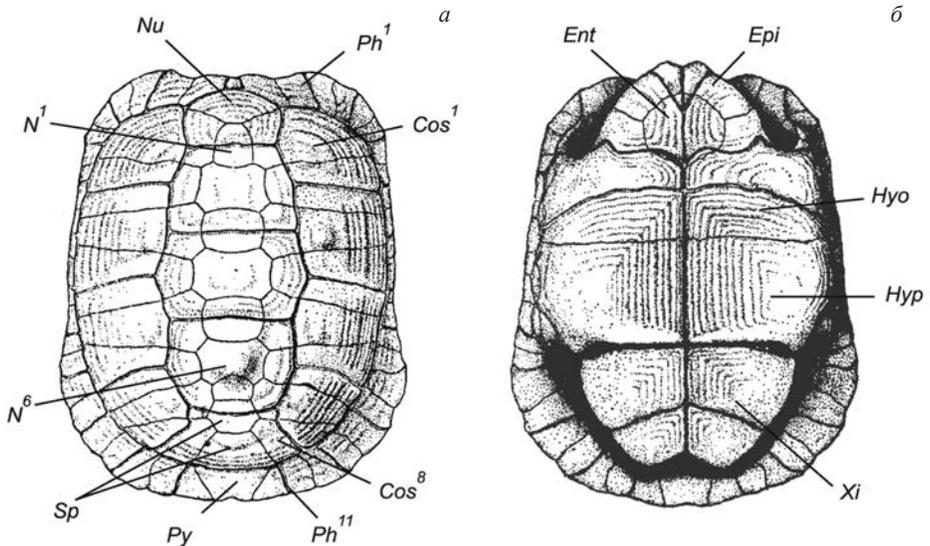


Рис. 1. Изображение панциря *Testudo graeca* с отпечатками роговых щитков и границами костных пластинок (по: Суханов, 1964): *a* – карапакс: *Cos* – костальная пластинка (costale), *N* – невральная пластинка (neurale), *Nu* – нухальная пластинка (nuchale), *Ph* – периферальная пластинка (peripherale), *Py* – пигальная пластинка (pygale), *Sp* – супрапигальная пластинка (suprapygale); *б* – пластрон: *Ent* – энтопластрон (entoplastron), *Epi* – эрипластрон (epiplastron), *Hyo* – гиопластрон (hyoplastron), *Hyp* – гипопластрон (hypoplastron), *Xi* – ксифипластрон (xiphoplastron). 1–11 – порядковые номера пластинок.

струкция костного панциря черепах подвержена значительной индивидуальной изменчивости, (McEwan, 1982; Черепанов, 1994а, Rothschild et al., 2013). Этот феномен пока слабо изучен, однако он имеет большое значение для познания конкретных путей и механизмов преобразования костного панциря в онтогенезе и филогенезе черепах. Кроме того, эти данные могут быть использованы в систематике как критерий для выявления значимости диагностических признаков, особенно при работе с фрагментарным, в частности ископаемым, материалом.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРОЕНИЯ КОСТНОГО ПАНЦИРЯ

В панцире черепах отклонения от нормы могут иметь различную выраженность. Поэтому вслед за большинством исследователей варианты морфологических отклонений можно подразделить на три категории:

1. Уродства – крайние варианты дезинтеграции организма, представляющие собой явный результат тератогенеза, негативно влияющие на жизнедеятельность и, по-видимому, не имеют какого-либо эволюционного значения. У черепах к ним относятся кифозы, деформации панциря, двойниковые уродства (см. Rothschild et al., 2013).

2. Аномалии – варианты строения, заметно отличающиеся от нормы (за норму принимается типичный, наиболее часто встречающийся вариант строения), но не имеющие явных негативных для организма последствий. Они выражаются в изменчивости числа и формы костных пластинок панциря черепах, т.е. мозаики составляющих панцирь элементов. Эти варианты могут иметь эволюционное значение, так как нередко отражаются как норма в филогенезе.

3. Индивидуальные уклонения – варианты строения, часто встречающиеся в природе и мало отличимые от нормы, т. е. реализующиеся в рамках нормы реакции. Примером индивидуальных уклонений могут служить, вариации формы пластинок, не нарушающие симметрии и общего плана строения панциря черепах (см. Pritchard, 1988; Черепанов, 1994б; Burroughs et al., 2013), а также незначительные количественные вариации невральных и супрапигальных элементов (Черепанов, 1994а).

Аномалии костного панциря описаны у многих видов черепах (Rothschild et al., 2013). При этом на массовом материале показано, что процент аномальных особей может быть очень высок. Так, из 510 исследованных мною панцирей четырех видов черепах – *Mauremys caspica*, *Emys orbicularis*, *Testudo graeca*, *Agryonemys horsfieldi* (коллекции Санкт-Петербургского государственного университета и Зоологического института РАН, Санкт-Петербург) – аномалии были обнаружены у 121 экземпляра, т. е. у 23.7% особей (Черепанов, 1994а). Б. МакЭван (McEwan, 1982) приводит еще более впечатляющие цифры: из 161 особи *Gopherus polyphemus* различными отклонениями от нормы в строение костного панциря обладали 63.2% черепах. Таким образом, индивидуальная изменчивость панциря

Таблица 1. Количество аномалий костного панциря у *M. caspica*, *E. orbicularis*, *T. graeca* и *A. horsfieldi* (по: Черепанов, 1994а)

Аномалии		<i>M. caspica</i>	<i>E. orbicularis</i>	<i>T. graeca</i>	<i>A. horsfieldi</i>	Итого (%)
Необычная форма пластинки		0	5	9	5	19 (11.4)
Дополнительная пластинка	костальная	2	5	6	5	18 (10.8)
	периферальная	2	6	3	5	16 (9.6)
	вставочная (карапакс)	10	40	21	9	80 (47.8)
	вставочная (пластрон)	0	12	1	4	17 (10.2)
Отсутствие одной пластинки или более	периферальная	1	0	1	2	4 (2.4)
	разноименные (срастание)	0	0	7	6	13 (7.8)
Всего		15	68	48	36	167 (100)

имеет существенное морфологическое выражение, что нельзя не учитывать в таксономических работах.

Формально аномалии костного панциря подразделяются на три типа:

1) необычная форма или размер пластинок при нормальном их количестве в панцире, 2) наличие дополнительных пластинок, 3) отсутствие регулярных пластинок.

Однако надо иметь ввиду, что особенность мозаичной структуры (каковой является панцирь черепах) состоит в достаточно жесткой корреляции между ее компонентами. В частности, костные пластинки панциря черепах плотно контактируют друг с другом, поэтому изменение формы или размера одной из пластинок, как и появление дополнительных или исчезновение регулярных пластинок практически всегда сопровождаются компенсаторным изменением формы и/или размера соседних с ними костных элементов. Таким образом, аномалии обычно имеют комплексной характер, хотя их появление может быть обусловлено лишь одной морфогенетической причиной.

Наиболее частой аномалией панциря черепах является присутствие дополнительных пластинок – до 80% от общего числа аномалий (таблица 1). При этом в большинстве случаев экстраординарные пластинки относятся не к регулярным сериям невральных, костальных, периферальных, супрапигальных и пластральных пластинок, а к так называемым вставочным элементам, развивающимся в области фонтанелей панциря между регулярными пластинками. Редукция костных пластинок как аномалия – явление редкое у черепах. Исключение составляют пластинки невральной серии, изменчивость которых столь велика, что зачастую трудно определить их норму (таблица 2). В отношении других категорий пластинок описаны

Таблица 2. Изменчивость количества невральных и супрапигальных пластинок у *M. caspica*, *E. orbicularis*, *T. graeca* и *A. horsfieldi* (по: Черепанов, 1994а) (n – число исследованных особей; % – их доля от числа особей данного вида)

Наименование пластинок	Кол-во пластинок	<i>M. caspica</i> , n (%)	<i>E. orbicularis</i> , n (%)	<i>T. graeca</i> , n (%)	<i>A. horsfieldi</i> , n (%)
Невральные	6	0	3 (3.5)	100 (84.7)	77 (72.0)
	7	39 (70.9)	81 (95.3)	18 (15.3)	29 (27.1)
	8	16 (29.1)	1 (1.2)	0	1 (0.9)
Супрапигальные	1	1 (1.8)	2 (2.4)	1 (0.8)	0
	2	6 (10.9)	26 (30.6)	34 (28.8)	7 (6.5)
	3	34 (61.8)	38 (44.7)	70 (59.4)	86 (80.4)
	4	10 (18.2)	12 (14.1)	12 (10.2)	11 (10.3)
	5	4 (7.3)	7 (8.2)	0	2 (1.9)
	6	0	0	0	1 (0.9)
	7	0	0	1 (0.8)	0
Всего		55 (100)	85 (100)	118 (100)	107 (100)

лишь единичные случаи недостачи одной или пары костальных и периферальных элементов (McEwan, 1982; Черепанов, 1994а).

Наибольшее число аномалий обнаруживается в каудальной части карапакса – в области между последними костальными и периферальными элементами (Staesche, 1961; McEwan, 1982; Черепанов, 1994а). Так, по данным МакЭван (McEwan, 1982) 44% изученных ею *G. polyphemus* имели аномалии именно в этом районе панциря. Другие отделы карапакса менее вариабельны. Костный пластрон характеризуется высокой морфологической стабильностью. Аномалии в этой области описаны не более чем у 1.8% (McEwan, 1982) – 3.3% (Черепанов, 1994а) черепах и представлены исключительно в виде небольших вставочных косточек.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОСТНЫХ ПЛАСТИНОК ЧЕРЕПАХ

Выявление природы изменчивости костных пластинок черепах не возможно без привлечения данных об их онтогенетическом развитии. А эти данные показывают, что составляющие панцирь костные элементы имеют различное происхождение и по характеру морфогенеза могут быть сгруппированы следующим образом:

Первую группу составляют невральные и костальные пластинки. Эти элементы формируются в результате разрастания в дермальном слое кожи перихондальных костных манжеток, покрывающих остистые отростки позвонков и ребра. Таким образом, указанные пластинки представляют собой

модифицированные элементы внутреннего скелета: невральные – разросшиеся в дерме верхние дуги позвонков, костальные – разросшиеся в дерме ребра туловищного отдела (Cherepanov, 1997; Черепанов, 2005; Hirasawa et al., 2013).

Вторая группа – костные элементы пластрона и нухальная пластинка карапакса. Эти пластинки имеют исключительно экзоскелетное происхождение. Они закладываются в дерме в виде локальных скоплений мезенхимных клеток, позже оссифицирующиеся. По времени закладки в онтогенезе они представляют собой наиболее ранние окостенения панциря (Черепанов, 1984, 1988, 2005; Cherepanov, 1995, 1997).

Начальные стадии развитие пластральных элементов у черепах сходны с таковыми дермальных окостенений плечевого пояса и гастрального аппарата у других рептилий. Это подтверждает мнение о полной гомологии эпипластронов – ключицам, энтопластрона – межключице, а гио- гипо- и ксифипластронов – гастралиям тетрапод. Такую гомологию поддерживает происхождение всех перечисленных костных структур от мигрировавших в дерму клеток неврального гребня (Gilbert et al., 2007; Cebra-Thomas et al., 2013).

Гомологизация нухального элемента затруднительна. Возможно, что этот элемент панциря черепах является неоморфной структурой, которая развилась в качестве поддержки мускулатуры шеи (Cherepanov, 1997). Важно отметить, что, как и для пластинок пластрона, источником формирования нухальной пластинки являются клетки неврального гребня (Gilbert et al., 2007).

Третья группа – периферальные, супрапигальные и пигальная пластинки. Эти элементы тоже имеют исключительно кожное происхождение. Наиболее общими их чертами являются позднее возникновение в онтогенезе – на стадиях близких к вылуплению или после него и детерминация их положения в панцире расположением возникающих раньше кожно-роговых борозд. По этим критериям периферальные, супрапигальные и пигальная пластинки можно считать гомологичными рептилийным остеодермам (Черепанов, 1988, 2005). Косвенным подтверждением этому выводу служит отсутствие меченых клеток нервного гребня в периферальных пластинках черепах (Gilbert et al., 2007).

ПРИРОДА ИЗМЕНЧИВОСТИ КОСТНЫХ ПЛАСТИНОК

В отношении костальных пластинок наиболее частой аномалией является присутствие в панцире одного или пары дополнительных элементов. Такие симметричные и асимметричные варианты строения были описаны у многих современных черепах (Lynn, 1937; Алекперов, Хозацкий, 1971; McEwan, 1982; Черепанов, 1994а; Pritchard, 2008), а также у ряда ископаемых форм (Hay, 1908; Zangerl, 1969; Weems, 1974 и др.).

В самой общем виде число костальных пластинок зависит от числа туловищных ребер, на базе которых они образуются. Однако определяющим фактором выступает не столько количество ребер как таковое (у современных черепах оно достаточно стабильно – 10 пар), сколько количество ре-

бер, образующих в ходе онтогенеза тесный контакт с дермальным слоем кожи, в результате их разрастания в дерме и формируют костальные пластинки. В норме в образовании указанных элементов панциря участвуют туловищные ребра II–IX пар, ребра I и X пары обычно небольшие и собственных пластинок не образуют. В подавляющем большинстве описанных в литературе случаев появление дополнительных костальных пластинок обусловлено гипертрофией ребер X пары, что приводит к возникновению контакта между ними и дермальным слоем кожи. Размер и форма этих нерегулярных костных элементов сильно варьируют и определяются, по-видимому, величиной указанного контакта. То же самое можно сказать и относительно спорадически возникающих дополнительных костальных элементов, формирующихся на базе первой реберной пары. Обычно такие пластинки именуют прекостальными (Zangerl, 1969); они описаны у отдельных индивидуумов *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae), *Pelusios subniger* (Pelomedusidae), *Caretta caretta* (Cheloniidae), *Gopherus* sp. (Testudinidae) (Kordikova, 2000). Несмотря на то, что прекосталии в норме не характерны даже для древних черепах, их наличие считают примитивным признаком, а спорадическое появление у современных форм – проявлением атавизма.

Уменьшение числа костальных пластинок может быть обусловлено двумя основными причинами: 1) недоразвитием костальных пластинок; 2) срастанием в ходе онтогенеза соседних элементов костальной серии. Последнее хорошо определяется по присутствию на внутренней стороне пластинки двух (или более) головок ребер. Подобные варианты срастаний описаны у *T. graeca* и *A. horsfieldi* (Черепанов, 1994а). Немногочисленные случаи отсутствия VIII пары костальных элементов связаны, вероятно, с относительной редукцией IX пары туловищных ребер. Они скоррелированы обычно с общим укорочением карапакса у отдельных особей черепах или их групп в целом, например у *P. sinensis* (Черепанов, 2005) и некоторых других видов Trionychidae (Webb, 1962; Pritchard, 2008), реже у черепах иных семейств (Parker, 1901).

Еще одной причиной вариабельности числа костальных пластинок может служить нарушение первичной сегментации тела зародыша. Как известно, у позвоночных животных ребра (на базе которых формируются косталии) развиваются строго вдоль поперечных миосепт, следовательно, абберрантное состояние последних может найти свое выражение в нарушениях положения или формы рассматриваемых элементов осевого скелета. Аномалия такого рода обнаружена у одного из эмбрионов *P. sinensis*, на правой стороне тела которого напротив нормально расположенных V и VI ребер имеется только одно ребро (двухголовчатое), резко нарушающее билатеральную симметрию тела (рис. 2). Не вызывает сомнения, что на более поздних этапах онтогенетического развития эта аномалия проявилась бы и в строении панциря.

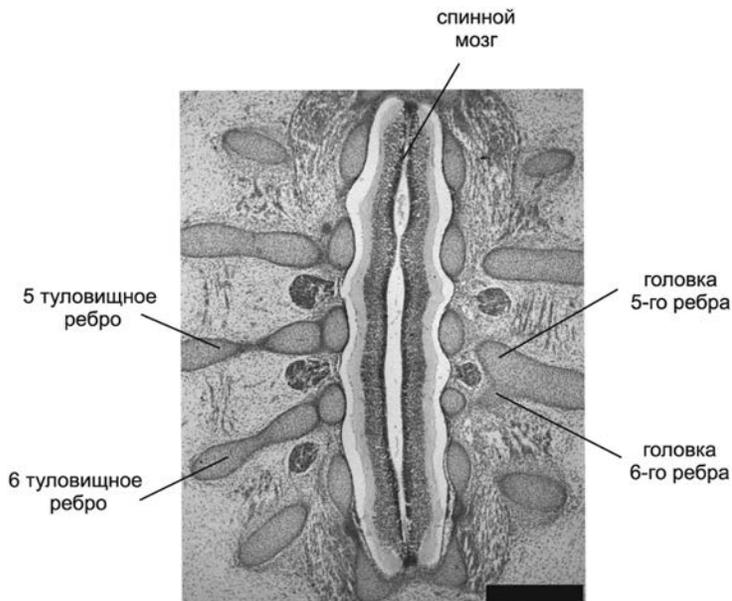


Рис. 2. Фронтальный срез спинной части эмбриона *Pelodiscus sinensis* с аномальным строением ребер и других осевых органов. Срез окрашен гематоксилином Делафильда с эозином. Масштабная линейка – 500 мкм.

Точное определение числа невральных пластинок в панцире взрослых черепах вызывает определенные трудности. Это связано с отсутствием четкой границы между этими элементами и следующими за ними супрапигальными пластинками. Кроме того, широко распространенное представление о том, что невральные пластинки якобы возникли в эволюции черепах изначально как самостоятельные кожные окостенения и лишь позднее срослись с остистыми отростками позвонков (Zangerl, 1969; Lee, 1996, и др.), еще больше затушевывает различия между этими перихондральными по природе элементами и чисто кожными окостенениями, какими являются супрапигальные пластинки. Вследствие этого большинство исследователей относят к невральным все костные пластинки медиального ряда, которые контактируют с остистыми отростками позвонков, а иногда и супрапигальные пластинки рассматривают в качестве свободных элементов невральной серии (Gadow, 1901). Обычно число невральных пластинок у черепах большинства видов принимается равным восьми, о редукции тех или иных пластинок неврального ряда речь заходит почти исключительно в случаях смыкания костальных пластинок противоположных сторон карапакса над позвонками, например у Trionychidae, Kinosternidae, Chelydridae (Pritchard, 1988).

Однако в результате специального исследования ряда типичных черепах было установлено, что, например, у *T. graeca* никогда не обнаруживает-

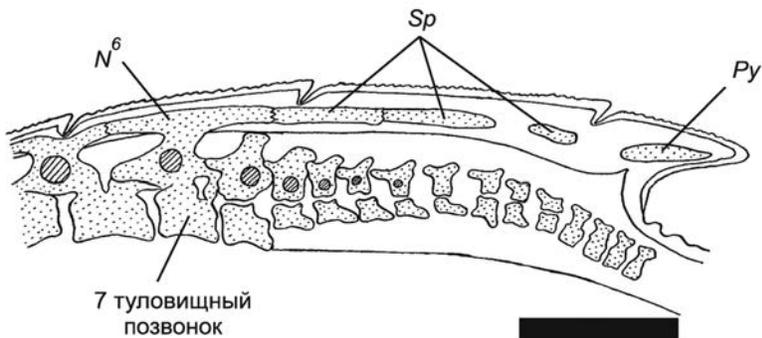


Рис. 3. Изображение парасагиттального среза каудальной части карапакса *Testudo graeca*, возраст один год. Масштабная линейка – 5 мм. Обозначения см. рис. 1.

ся восьми невральных пластинок, а у *A. horsfieldi*, *M. caspica* и *E. orbicularis* VIII невральная встречается относительно редко (см. табл. 2). У этих, а, вероятно, и у многих других таксонов, костная пластинка, обозначаемая как VIII невральная, на самом деле обычно представляет собой дермальное окостенение, которое лишь на стадиях постнатального развития соединяется с остистым отростком IX (а иногда и X) туловищного позвонка, причем контакт осуществляется всегда при помощи шва. Следовательно, возникновение этой пластинки не связано с разрастанием костной манжетки остистого отростка, и по развитию она неотличима от элементов супрапигальной серии. Выявленный высокий уровень индивидуальной изменчивости количества невральных пластинок обусловлен, очевидно, нестабильной связью между остистыми отростками позвонков и кожей в задней части карапакса, и число невральных элементов в каждом конкретном случае определяется числом возникающих в онтогенезе связей (рис. 3).

Довольно часто встречаются варианты строения панциря черепах с необычным количеством периферальных элементов – наличие дополнительных пластинок либо нехватка одной или пары регулярных. Такие аномалии хорошо известны (Parker, 1901; Newman, 1905; Lynn, 1937; Zangerl, 1969, Черепанов, 1994a; Burroughs et al., 2013). В подавляющем большинстве случаев число периферальных пластинок строго коррелировано с числом маргинальных щитков. Причина этого феномена кроется в особенностях морфогенеза рассматриваемых костных пластинок. Показано, что места закладки периферальных окостенений приурочены к районам роговых борозд, разделяющих маргинальные щитки (Vallén, 1942; Черепанов, 1988, 2005). Таким образом, эти борозды выступают в качестве организаторов по отношению к периферальным пластинкам, определяя их количество и расположение. Чаще всего появление дополнительных периферальных пластинок связано с появлением маргинальных щитков

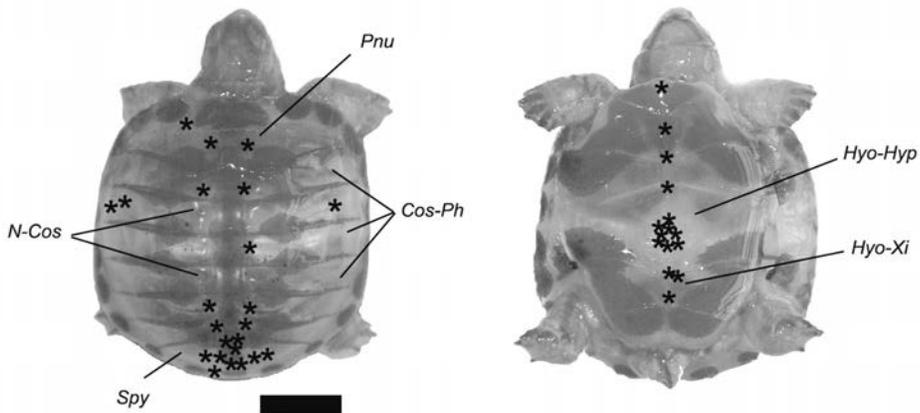


Рис. 4. 6-месячная особь *Testudo graeca*, с фонтанелями между пластинками карапакса (а) и пластрона (б): *Cos-Ph* – косто-периферальная фонтанель, *Хуо-Хуп* – гио-гипопластральная фонтанель, *Хуо-Хи* – гио-ксифипластральная фонтанель, *N-Cos* – невро-костальная фонтанель, *Pnu* – постнухальная фонтанель, *Spy* – супрапигальная фонтанель. Окрашена ализарином. Масштабная линейка – 1 см. Звездочкой обозначены места обнаружения вставочных пластинок у исследованных автором видов черепах.

XII экстраординарной пары. Однако иногда дополнительные периферальные окостенения могут возникать и в передней части карапакса, в частности, при резком недоразвитии нухальной пластинки под бороздами, разделяющими прецентральный и переднюю пару маргинальных щитков. Подобные варианты строения известны у черепах родов *Hydromedusa* и *Compsemys* (Gaffney, 1972; Wood, Moody, 1976). Некоторые исследователи (Newman, 1905; Lynn, 1937; Zangerl, 1969; Черепанов, 1994а) не раз отмечали тот факт, что появление дополнительных периферальных пластинок зачастую сопряжено с присутствием экстраординарных костальных элементов. По-видимому, можно согласиться с предположением, что подобные варианты строения являются примерами удлинения (элонгации) панциря черепах (Lynn, 1937), т. е. добавления одного сегмента тела к участвующим в формировании карапакса.

Преобладающим вариантом аномального строения является наличие вставочных пластинок между регулярными элементами панциря. Это небольшие окостенения различной формы, которые по своей природе или по особому положению в панцире не могут быть отнесены к какой-либо категории регулярных пластинок. В онтогенезе вставочные пластинки появляются, очевидно, очень поздно в районах долго не зарастающих фонтанелей (рис. 4), на что указывает их отсутствие у новорожденных черепах, в то время как у взрослых они обнаружены почти у 18% особей (Черепанов, 2005). Наиболее часто эти окостенения встречаются в надхвостовой области карапакса между задними костальными и супрапигальными элементами (см. McEwan, 1982, рис. 2), что связано с

длительностью сохранения здесь фонтанелей и с отсутствием организаторов (роговых борозд), детерминирующих места закладки дермальных костей. В силу этого же обстоятельства крайне вариабельно и количество супрапигальных пластинок (см. табл. 2). Реже вставочные элементы обнаруживаются в других районах панциря. Тем не менее, они довольно обычны в невро-костальных и косто-периферальных зонах спинного и гио-гипопластральной зоне брюшного щитов.

В качестве аномалий вставочные пластинки были описаны у многих видов черепах (Deraniyagala, 1939; Webb, 1962; Zangerl, 1969; McEwan, 1982; Черепанов, 1994а). Кроме того, с подобными окостенениями мы имеем дело при так называемой «поперечной фрагментации невральных пластинок» у Cheloniidae (Deraniyagala, 1939; Zangerl, Turnbull, 1955; Pritchard, 1988) и Toxochelyidae (Несов, Хозацкий, 1978), при описании атипичных супрамаргиналий у *Archelon* (Versluys, 1914), вставочных пластинок в области пластрона у *Cycloderma aubryi* (Kordikova, 2002) и нерегулярных преневральных пластинок у Trionychidae (Webb, 1969; Carpenter, 1981; Черепанов, 1995) и Adocidae (Nessov, 1986).

В зависимости от морфогенетических причин аномалии костного панциря черепах можно подразделить на три группы:

1) вариации, обусловленные изменчивостью элементов осевого скелета или их контактов с дермальным слоем кожи (вариабельность невральных и костальных пластинок);

2) вариации, обусловленные изменчивостью мозаики роговых щитков (вариабельность периферальных пластинок);

3) вариации, связанные с нерегулярным остеогенезом или с нарушениями роста костей (вариабельность супрапигальных пластинок, появление вставочных пластинок, срастание пластинок).

ЭВОЛЮЦИОННАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ КОСТНОГО ПАНЦИРЯ И ТЕНДЕНЦИИ ЕГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

В историческом развитии черепах наблюдаются различные эволюционные тенденции преобразования первичной структуры костного панциря, но главным образом – это уменьшение количества образующих панцирь костных пластинок. Олигомеризационные процессы охватывают все типы костных пластинок, вне зависимости от их природы.

В карапаксе черепах базовыми скелетными элементами являются костальные пластинки. У древних форм (*Proterochersis*, *Kayentachelys*) этих пластинок было больше на одну (заднюю) пару в сравнении с остальными черепаками (Gaffney et al., 1987; Gaffney, 1990), у которых обычно восемь пар костальных пластинок. Такое «множественное» состояние принимается в качестве анцестрального, хотя иногда оно проявляется (вторично) и у относительно продвинутых форм, например, у некоторых меловых Protostegidae (см. Суханов, 1964; Kordikova, 2000).

Уменьшение количества костальных пластинок до семи пар встречается довольно редко и главным образом у черепах, претерпевающих общую редукцию костного панциря (Trionychidae). Несмотря на то, что выраженность косталий может сильно различаться (у морских черепах дистальные части ребер не разрастаются в виде пластинок и разделены фонтанелями), относительное постоянство количества костальных элементов связано с постоянством количества туловищных ребер, участвующих в их формировании. Таким образом, стабильность рассматриваемых элементов карапакса определяется стабильностью общей конструкции осевого скелета черепах.

Сходные по природе с костальными невральные пластинки характеризуются значительной изменчивостью. У наиболее древних представителей отряда черепах их число невозможно точно определить в силу неопределенности границы между этими элементами и пластинками супрапигальной серии. Тем не менее, по мнению П. Притчарда (Pritchard, 1988), примитивную конфигурацию невральных пластинок представляет серия из восьми элементов. При этом в разных эволюционных линиях невральная серия проявляет отчетливую тенденцию к редукции, что может выражаться в исчезновении передних (*Stereogenys*), задних (*Testudo*, *Emys*, *Kinosternon*, *Carettochelys*, *Lissemys*) или средних (*Pleurosternon*) элементов, вплоть до утери всех пластинок неврального ряда (*Shachemys*, *Cyclanorbis*, *Chelodina*, *Emydura*). В этих случаях компенсаторно разрастающиеся контралатеральные костальные пластинки смыкаются по медиальной линии тела.

Редукционные процессы затрагивают и костные элементы пластрона. Здесь они выражены главным образом в двух топографических областях: в области мостов (как общая тенденция) и в передней доле пластрона (как возникновение особых уклоняющихся конструкций). Максимальное число элементов пластрона – шесть парных и один непарный – обнаружено у *Proterochersis* – единственной формы черепах, обладавшей двумя парами мезопластронов (эти элементы лежат между гио- и гипопластропами). Одна пара мезопластронов характерна для ряда ископаемых черепах (*Proganochelys*, *Kayentachelys*, Pleurosternidae, Baenidae) и некоторых современных форм (Pelomedusidae) (Zangerl, 1969). Остальные черепахи в норме мезопластронов не имеют (как аномалия мезопластроны описаны у *Lepidochelys olivacea*, Pritchard, 1966) и количество пластральных пластинок у них ограничивается четырьмя парными (эпи-, гио-, гипо- и ксифипластропами) и одним непарным (энтопластроном) элементами. В нескольких линиях черепах, ведущих преимущественно морской образ жизни, наблюдается редукция передних элементов пластрона – эпипластронов (*Protostega*, *Archelon*) или энтопластрона (*Dermochelys*). Исчезновение этих костных пластинок, по сути, преобразованных частей плечевого пояса, обусловлено, по-видимому, изменением в способе локомоции и в строении мускулатуры, осуществляющей эту локомоцию. С учетом морфогенети-

ческих данных можно полагать, что мускулатура оказывает интенсивное влияние на развитие покровных костей плечевого пояса (Черепанов, 2001).

На ранних стадиях формирования костных элементов иногда наблюдается срастание ранее обособленных его частей в единую структуру. В норме так происходит, например, при развитии энтопластрона у черепах различных видов *Cheloniidae* (Vallén, 1942), *Emydidae*, *Testudinidae*, *Trionychidae* (Черепанов, 2005) и, вероятно, остальных семейств. Срастание костных пластинок на поздних стадиях их морфогенеза как в норме (объединение гио- и гипопластронов у *Cyclanorbini*), так и при аномалиях – значительно более редкое явление. По-видимому, это обусловлено тем, что к моменту возникновения контактов между соседними пластинками (а они появляются в онтогенезе поздно – в постнатальный период) периост уже достаточно хорошо сформирован и строго разграничивает пластинки даже при самом изломанном шве между ними. В связи с этим представляются маловероятными предположения о возникновении некоторых регулярных элементов панциря черепах за счет слияния нескольких костных пластинок. В частности, это касается необычно удлиненной передней невральнoй пластинки продвинутых *Trionychidae*, которая, как предполагали некоторые авторы (Webb, 1962; Meulan, 1987), появляется в результате срастания первой невральнoй и преневральнoй пластинок. Морфогенетические данные по *P. sinensis* не подтверждают такого предположения (Черепанов, 1995).

Нухальная и пластральные пластинки черепах наиболее стабильны и почти не подвержены индивидуальной изменчивости. Эта стабильность объясняется, по-видимому, особенностями их морфогенеза: указанные пластинки появляются на очень ранних стадиях онтогенеза и их развитие проходит в рамках строго скоррелированных процессов формирования общего плана строения скелетно-мышечной системы (Vallén, 1942; Walker, 1947; Черепанов, 1988, 2001, 2005). Кроме того нужно отметить, что точным источником данных пластинок в отличие от остальных элементов панциря служит невральнoй гребень (Gilbert et al., 2007; Cebra-Thomas et al., 2013). Обнаруженные в брюшном щите отдельных особей черепах дополнительные пластинки, по-видимому, являются вставочными и к настоящим пластральным элементам, т. е. к элементам плечевого пояса и гастралиям, отношения не имеют.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом на выполнение НИР из средств СПбГУ, Мероприятие: № 0.38.292.2015, и грантом РФФИ, № 14-04-01507.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов А.М., Хозацкий Л.И.* 1971. Конструктивные особенности панциря греческой черепахи // Уч. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. наук. № 4. С. 43–49.
- Несов Л.А., Хозацкий Л.И.* 1978. Черепаха раннего мела Киргизии // Ежегодн. всесоюз. палеонтол. об-ва. Т. 21. С. 267–279.
- Суханов В.Б.* 1964. Подкласс Testudinata. Тестудинаты // Основы палеонтологии. Т.: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука. С. 354–438.
- Черепанов Г.О.* 1984. О природе передних элементов пластрона черепах // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 10. С. 1529–1534.
- Черепанов Г.О.* 1988. Теория текальных и эпитекальных окостенений в свете морфогенетических данных // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 5. С. 729–738.
- Черепанов Г.О.* 1994а. Аномалии костного панциря черепах // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 6. С. 68–78.
- Черепанов Г.О.* 1994б. Конструкция карапакса сухопутных черепах (Testudinidae) в связи с особенностями его морфогенеза // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 1. С. 112–121.
- Черепанов Г.О.* 2001. Форма передних элементов пластрона черепах в связи с особенностями морфогенеза плечевого пояса // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 9. С. 1111–1119.
- Черепанов Г.О.* 2005. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб.: Изд-во СПбГУ. 184 с.
- Burroughs R.W., Christopher J.B., LaDuc T.J., Hendrickson D.A.* 2013. Morphological variation in the carapace and plastron of *Terrapene coahuila* Schmidt and Owens, 1944 // Morphology and evolution of turtles. Vertebrate paleobiology and paleoanthropology / Eds D.B. Brinkman et al. Springer Science+Business Media Dordrecht. P. 535–566.
- Carpenter K.* 1981. Preneural in the evolution of *Trionyx* // Copeia. P. 456–457.
- Cebra-Thomas J.A., Terrell A., Branyan K. et al.* 2013. Late-Emigrating Trunk Neural Crest Cells in Turtle Embryos Generate an Osteogenic Ectomesenchyme in the Plastron // Dev. dynamics. V. 242. P. 1223–1235.
- Cherepanov G.O.* 1995. Ontogenetic development of the shell in *Trionyx sinensis* (Trionychidae, Testudinata) and some questions on the nomenclature of bony plates // Rus. j. herpetol. V. 2. № 2. P. 129–133.
- Cherepanov G.O.* 1997. The origin of the bony shell of turtles as a unique evolutionary model in reptiles // Rus. j. herpetol. V. 4. № 2. P. 155–162.
- Deraniyagala P.E.P.* 1939. Tetrapod reptiles of Ceylon. V. 1. Testudinates and crocodylians. London: Dubau and Co. 412 p.
- Gadow H.* 1901. Amphibia and reptiles. Cambridge. 668 p.
- Gaffney E.S.* 1972. The systematic of the North American family Baenidae (Reptilia, Cryptodira) // Bull. amer. mus. nat. hist. V. 147. № 5. P. 243–319.
- Gaffney E.S.* 1990. The comparative osteology of the triassic turtle *Proganochelys* // Bull. amer. mus. nat. hist. V. 194. 263 p.
- Gaffney E.S., Hutchison J.H., Jenkins F.A.Jr., Meeker L.J.* 1987. Modern turtle origins: the oldest known Cryptodire // Science. V. 237. № 4812. P. 289–291.

- Gilbert S.F., Bender G., Betters E. et al.* 2007. The contribution of neural crest cells to the nuchal bone and plastron of the turtle shell // *Integrative and comparative biol.* V. 47. P. 401–408.
- Hay O.P.* 1908. The fossil turtles of North America. Washington. 568 p.
- Hirasawa T., Nagashima H., Kuratani S.* 2013. The endoskeletal origin of the turtle carapace // *Nature communications.* No 4.
- Kordikova E.G.* 2000. Pedomorphosis in the shell of fossil and living turtles // *N. jb. geol. palaont. Abh. Stuttgart.* Bd 218. P. 399–446.
- Kordikova E.G.* 2002. Heterochrony in the evolution of the shell of Chelonia. Pt 1: Terminology, Cheloniidae, Dermochelyidae, Trionychidae, Cyclanorbidae and Carettochelyidae // *N. jb. geol. palaont. Abh. Stuttgart.* Bd 226. P. 343–417.
- Lee M.S.Y.* 1996. Correlated progression and the origin of turtles // *Nature.* V. 379. P. 811–815.
- Lynn W.G.* 1937. Variation in scutes and plates in the box-turtle, *Terrapene Carolina* // *Amer. Naturalist.* V. 71. P. 421–426.
- McEwan B.* 1982. Bone anomalies in the shell of *Gopherus polyphemus* // *Florida scientist.* V. 45. P. 189–195.
- Meylan P.A.* 1987. The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (Family Trionychidae) // *Bull. amer. mus. nat. hist.* V. 168. № 1. 96 p.
- Nessov L.A.* 1986. Some late mesozoic and paleocene turtles of Soviet Middle Asia // *Studia palaeocheloniol. Salamanca.* V. 2. P. 7–22.
- Newman H.H.* 1905. The significance of scute and plate «abnormalities» in Chelonia // *Biol. bull.* V. 10. № 2. P. 68–114.
- Parker G.H.* 1901. Correlated abnormalities in the scutes and bony plates of the carapace of the sculptured tortoise (*Chelopus insculptus*) // *Amer. naturalist.* V. 35. № 409. P. 17–24.
- Pritchard P.C.H.* 1966. Occurrence of mesoplastra in a cryptodiran turtle, *Lepidochelys olivacea* // *Nature.* V. 210. P. 652.
- Pritchard P.C.H.* 1988. A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations // *Acta zool. Cracov.* V. 31. № 26. P. 625–686.
- Pritchard P.C.H.* 2008. Evolution and Structure of the Turtle Shell // *Biology of Turtle* / Eds J. Wyneken, M.H. Godfrey, V. Bels. Boca Raton: CRC press Taylor and Francis Group. P. 45–84.
- Rothschild B.M., Schultze H.-P., Pellegrini R.* 2013. Osseous and other hard tissue pathologies in turtles and abnormalities of mineral deposition // *Morphol. and evolution of Turtles, Vertebrate paleobiol. and paleoanthropol.* / Eds D.B. Brinkman et al. Springer Science+Business Media Dordrecht. P. 501–534.
- Staesche K.* 1961. Beobachtungen am Panzer von *Testudo graeca* und *Testudo hermanni* // *Stuttgarter beiträge zur naturkunde.* Nr 74. S. 1–16.
- Vallén E.* 1942. Beiträge zur Kenntniss der Ontogenie und der vergleichenden Anatomie des Schildkrötenpanzers // *Acta zool.* Bd 23. H. 1/3. S. 1–127.
- Versluys J.* 1914. On the phylogeny of the carapace, and on the affinities of the leathery turtle, *Dermochelys coriacea* // *Rep. Brit. ass.* P. 791–807.

- Walker W.F.* 1947. The development of the shoulder region in the turtle, *Chrysemys picta marginata*, with special reference to the primary musculature // *J. morphol.* V. 80. P. 198–249.
- Webb R.G.* 1962. North American recent soft-shelled turtles (family Trionychidae) // *Univ. Kansas publ. mus. nat. hist.* V. 13. № 10. P. 429–611.
- Weems R.E.* 1974. Middle Miocene sea turtles (*Syllomus*, *Procolpochelys*, *Psephorus*) from the Calvert Formation // *J. paleontol.* V. 48. P. 278–303.
- Wood R.C., Moody R.T.J.* 1976. Unique arrangement of carapace bones in the South American chelid turtle *Hydromedusa maximillani* (Mikan) // *Zool. j. Lin. soc.* V. 59. № 1. P. 69–78.
- Zangerl R.* 1969. The turtle shell // *Biology of the Reptilia*. London; N.-Y.: Acad. Press. V. 1. P. 311–339.
- Zangerl R., Turnbull W.D.* 1955. *Procolpochelys grandaeva* (Leidy), an early caretine sea turtle. *Fieldiana: Zoology*. V. 37. P. 345–382.

The turtle bony shell: the nature of stability and variability

G.O. Cherepanov

Turtle shell is characterized by a high degree of conservatism of the basic model and at the same time, a wide range of variability at the individual level. The components of the bony shell have different origin. Costal and neural plates are upgraded elements of the axial skeleton (ribs and neural arches), plates of the plastron are transformed dermal ossifications of the shoulder girdle and gastral bones, peripheral, pygal and suprapygal plates naturally similar to osteoderms of other reptiles. The variability of the bony parts has different expressions in turtle shell. The largest number of anomalies detected in the caudal portion of the carapace. Plastron is characterized by morphological stability. Based on morphogenetic position shell anomalies are divided into: 1) variations due to the variability of the axial skeleton elements or their contacts with the dermis inside which they grow (number of neural and costal plates); 2) variations due to variability in mosaic of horny scutes (number of peripheral plates); 3) variations related to irregular occurrence or growth of the bones (number of suprapygal plates, appearance of intercalary plates, fusions of plates). Some questions of evolutionary transformation of the bony shell in turtles are discussed.

Keywords: turtle shell, bony plates, anomalies, morphogenesis, evolution of turtles.

УДК: 576.535.2

РЕГЕНЕРАЦИЯ ВОЛОСЯНОГО ФОЛЛИКУЛА *IN VITRO*

Е.П. Калабушева, Е.А. Воротеляк

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
Kalabusheva.e@gmail.com*

Волосяной фолликул – кожный дериват, формирующийся в результате эпителио-мезенхимных взаимодействий. Мезенхимная часть волосяного фолликула, дермальная папилла (ДП), отличается способностью индуцировать новообразование волосяного фолликула и поддерживать свои индуцирующие свойства в культуре. В работе мы моделировали регенерацию волосяного фолликула человека в культуре, используя клетки ДП человека и кератиноциты орговевающего многослойного эпителия кожи. Мы разработали модель развивающегося волосяного фолликула в культуре и проследили основные закономерности самоорганизации клеток в ходе регенерации волосяного фолликула.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ **Получение первичных культур**

В работе использована кожа, полученная после косметических операций по круговой подтяжке лица от 6 доноров от 20 до 60 лет. Кожу получали от доноров с информированным согласием в «Клинике активного долголетия «Институт Красоты на Арбате». Полученные образцы перевозили в среде DMEM (ПанЭко) с добавлением гентамицина (РУП «Белмедпрепараты») и глутамина (Gibco). Перед выделением клеток кожу промывали раствором Хэнкса (ПанЭко) с добавлением гентамицина.

Клетки ДП выделяли при помощи серий ферментирований и центрифугирований по методике, разработанной Ву (Wu et al., 2005) и модифицированной Чермных (Chermnykh et al., 2010). Полученные клетки культивировали на среде AmnioMAX™-II (Gibco). В экспериментах использо-

вали клетки от 1-4 пассажей. В эксперименте сравнения индуцирующих свойств клеток дермальной папиллы использовали клетки 12 пассажа.

Для выделения кератиноцитов отделяли слой эпидермиса путем ферментирования кожи в диспазе (Gibco) в течение ночи при +4 °С. Эпидермис разрушали путем трипсинизации в течение 15 минут. Полученную суспензию кератиноцитов высаживали на среду DMEM/F12 (ПанЭко) с добавлением глутамина, 10% эмбриональной телячей сыворотки (ЭТС) (HyClone), 10 нг/мл EGF (Sigma), 5 мкг/мл инсулина (Sigma) и 0.25 мкг/мл изопретеренола (Sigma).

Вирусная трансфекция клеток

Лентивирусные конструкции, которые несли ген красного флуоресцентного белка TagRFP, были получены из компании Евроген. Для трансфекции использовали клетки первого пассажа. Клетки трансфицировали в бессывороточной среде AmnioMAX™-II с добавлением полибрена (Sigma) с десятикратным превышением концентрации вирусных частиц.

Получение смешанных культур

Клетки ДП и кератиноциты трипсинизировали стандартным методом. Для получения прикрепленной культуры, суспензии клеток ДП или фибробластов смешивали в пропорции 1:1, высаживали в 48 луночные планшеты (Corning) в концентрации 200 тыс. клеток в мл. Культивировали в течение 3-х дней.

Для получения смешанных агрегатов суспензии клеток кератиноцитов и ДП смешивали в пропорции 1:1 и культивировали в висячей капле в концентрации 7 тыс. клеток конечной смеси на агрегат. Культивирование продолжали от 3-х до 14 суток.

Для получения покрытых агрегатов суспензию клеток ДП помещали в висячую каплю в концентрации 3.5 тыс. клеток на агрегат. После 3-х суток культивирования агрегат переносили в предварительно полученные висячие капли с 3.5 тыс. клеток суспензией кератиноцитов, после чего культивировали еще от 3-х до 14 суток.

Иммуноцитохимия

Прикрепленную культуру фиксировали 4% параформальдегидом (ПФА) (Riedel-de Haen) в течение 15 мин. при комнатной температуре, затем промывали фосфатным буфером (Gibco). Далее вносили первичные антитела против Ki67 (Abcam, ab16667) в разведении 1:50 в блокирующем растворе, состоящем из фосфатного буфера, с добавлением 0.1% Triton X-100 (AppliChem), 0.1% Tween 20 (AppliChem), 0.05% бычьего сывороточного альбумина (Sigma), азида натрия (Sigma). Часть препаратов инкубировали в блокирующем растворе без антител для получения негативных контролей. Инкубировали в течение ночи при +4 °С, после чего промывали

фосфатным буфером в течение часа. Далее вносили вторичные антитела, конъюгированные с флуорохромом Alexa 488 против IgG кролика (life technologies, A21206), в фосфатном буфере в концентрации 1:500, и инкубировали в течение 1 час. при комнатной температуре. Ядра докрашивали DAPI (Biotium) в концентрации 1мкг/мл в течение 15 мин. Культуры изучали методами флуоресцентной микроскопии на микроскопе Olympus IX51, оснащенный камерой Olympus DP70.

Агрегаты фиксировали 4% ПФА в течение 45 мин. при комнатной температуре, после чего инкубировали в блокирующем растворе в течение 1 час. Далее вносили первичные антитела против Ki67 (Abcam, ab16667) в разведении 1:50, Lef1 (Santa Cruz, sc-8591) в разведении 1:200, P cadherin (R&D, AF960) в разведении 1:20, EpCam (R&D, MAB861) в разведении 1:15, и инкубировали в течение ночи при +4 °С. Часть агрегатов инкубировали в блокирующем растворе без антител для получения негативных контролей. Далее промывали блокирующим раствором в течение часа, после чего вносили вторичные антитела, конъюгированные с флуорохромом Alexa 488 против IgG мыши (life technologies, A21202), кролика (life technologies, A21206), козы (life technologies, A21467), в фосфатном буфере в концентрации 1:500, и инкубировали в течение ночи при +4 °С. Ядра докрашивали Toto-3 (life technologies), в концентрации 1:300 в буфере Tris-HCl (Helicon), с предварительной обработкой РНКазой (Fermentas). Препараты заключали во фруктозу и изучали методами конфокальной микроскопии на приборе Leica SP5.

Коллагеновый гель с заключенными в него агрегатами нарезали лезвием на срезы толщиной 1 мм, фиксировали ПФА в течение 45 мин. Инкубировали в блокирующем растворе в течение часа при комнатной температуре, после чего вносили первичные антитела против версикана (R&D, AF3054) в разведении 1:20, и инкубировали ночь при температуре +4 °С. Далее промывали блокирующим раствором в течение часа, после чего вносили вторичные антитела, конъюгированные с флуорохромом Alexa 488 против козы (life technologies, A21467), в фосфатном буфере в концентрации 1:500. Инкубировали в течение ночи при +4 °С. Ядра докрашивали DAPI в концентрации 1 мкг/мл в течение 15 мин. Культуры изучали методами флуоресцентной микроскопии на микроскопе Olympus IX51, оснащенный камерой Olympus DP70.

Культивирование агрегатов в геле

Подготавливали раствор коллагена I типа в 0.1% уксусной кислоте, экстрагированный из сухожилий хвоста крысы. Восемь объемов холодного раствора коллагена нейтрализовали 0.34N NaOH (Sigma), смешивали с одним объемом 10X среды Игла (ГУП ИПВЭ) и одним объемом ЭТС. Далее гель разливали в 4-х луночные планшеты (Corning), и вносили в него по 3-4 смешанных агрегата. После этого гель помещали в условия 37 °С для застывания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологическое описание агрегатов

Покрытые агрегаты имели шарообразную структуру. Внутри располагалось ядро из меченых RFP клеток ДП, снаружи находилась корона, состоящая из неокрашенных кератиноцитов. Окрашенные клетки ДП мигрировали в толщу кератиноцитов, единичные клетки проникали до верхних слоев короны, вследствие этого сложно было выделить отчетливую границу ядра.

Смешанные агрегаты имели различную морфологию. Часть агрегатов имела шарообразную форму. В таких агрегатах кератиноциты были погружены в лакуны, образованные клетками ДП. Остальные агрегаты представляли собой разветвленные трабекулярные структуры с шарообразными уплотнениями на местах ветвления трабекул. В уплотнениях располагались меченые RFP клетки ДП, в трабекулах находились кератиноциты. На основании экспрессии RFP мы практически не обнаружили клеток ДП, мигрирующих внутрь трабекул кератиноцитов. Морфология агрегатов зависела от используемых кератиноцитов и была донор-специфична.

Женг в своих работах описал процессы регенерации волосяных фолликулов из суспензии клеток (Zheng et al., 2005, 2010). Он трансплантировал смешанную суспензию клеток ДП и кератиноцитов подкожно бестимусным мышам и прослеживал стадии самоорганизации, вплоть до полного развития фолликула. Следовательно, используемые нами клеточные линии способны к организации зачатка волосяного фолликула, необходимо лишь верифицировать, какая из исследуемых моделей наиболее точно повторяет ситуацию *in vivo*.

Исследуемые модели культивировали до 14 сут., однако мы не наблюдали изменений морфологии, свидетельствовавших о дальнейшем развитии волосяных фолликулов. Можно предположить, что происходит блокировка развития ввиду отсутствия необходимых факторов.

Чтобы выявить, какая модель агрегатов соответствует в большей степени зачатку волосяного фолликула, мы кокультивировали кератиноциты и клетки ДП в условиях двумерной культуры на адгезивной поверхности культуральной посуды. Такие условия продемонстрировали следующее поведение клеток: клетки ДП формируют плотный конфлуэнтный монослой на дне культуральной посуды; кератиноциты образуют специфические скопления поверх монослоя клеток ДП, либо на пластике, но окружены клетками ДП по периметру; клетки ДП проникают в скопления кератиноцитов, которые находятся на поверхности конфлуэнтного монослоя. Последнее сближает поведение клеток ДП с поведением клеток в покрытых агрегатах, следовательно, можно предположить, что покрытые агрегаты более близки по своему физиологическому статусу к монослойной стандартной культуре. Это заставляет признать, что подавление миграции клеток ДП в толщу кератиноцитов является очень важным признаком для профолликулярных эпителио-мезенхимных взаимодействий. *In vivo* ДП

отделена от кератиноцитов волосяного фолликула базальной мембраной, поэтому клетки ДП никогда не мигрируют в толщу кератиноцитов. Это приближает модель смешанных агрегатов к реальным событиям, происходящим в процессе развития волосяного фолликула.

ДП ингибирует пролиферацию кератиноцитов

Специфическим маркером ранних процессов регенерации и развития волосяного фолликула является экспрессия фактора Lef1, члена каскада WNT (Sriwiriyanont et al., 2013). В покрытых агрегатах экспрессии Lef1 обнаружено не было (рис. 1а).

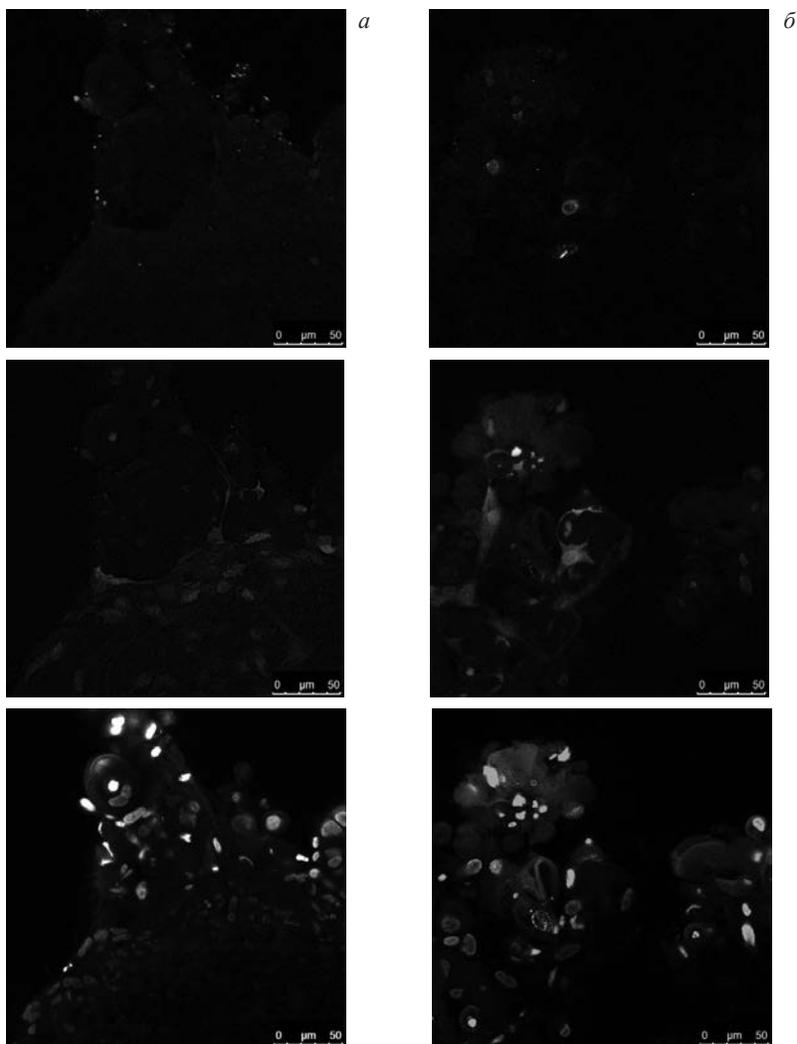


Рис. 1. Экспрессия маркеров фолликулогенеза в покрытых агрегатах: а – экспрессия Lef1; б – экспрессия Ki67. Конфокальная микроскопия.

Процесс неофолликулогенеза также неразрывно связан с повышением пролиферации кератиноцитов. Мы выявляли пролиферирующие клетки посредством иммуноцитохимического окрашивания на маркер пролиферации Ki67. Мы не обнаружили пролиферирующих кератиноцитов, однако, выявили окрашенные пролиферирующие ядра среди клеток ДП, мигрирующих в толщу кератиноцитов (рис. 1б).

Поскольку покрытые агрегаты имеют некое сходство с двумерной культурой, мы решили провести аналогию дальше. Окрашивание совместной культуры кератиноцитов и клеток ДП, выращенной на адгезивной поверхности, выявило, что проникновение клеток ДП в скопление кератиноцитов приводит к подавлению пролиферации (рис. 2а). Если в подобные

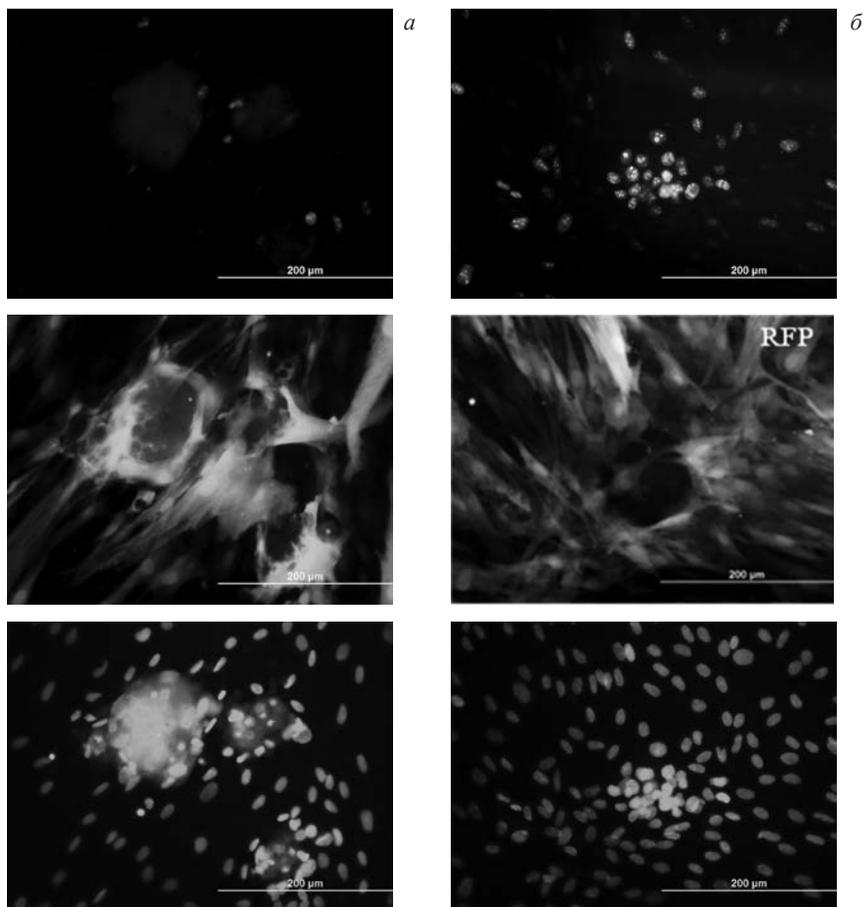


Рис. 2. Экспрессия маркера пролиферации Ki67 в прикрепленной смешанной культуре: *а* – проникновение в агрегат кератиноцитов клеток ДП (RFP), небольшое количество Ki67+ ядер (Ki67); *б* – клетки ДП не проникают в скопление кератиноцитов (RFP), количество Ki67+ значительно выше (Ki67). Флуоресцентная микроскопия.

скопления кератиноцитов клетки ДП не проникают, то в них наблюдается значительно большее количество пролиферирующих ядер (рис. 2б). Следовательно, можно отметить, что проникновение клеток ДП в толщу кератиноцитов приводит к подавлению пролиферации кератиноцитов. Вероятно, подобный процесс происходит и в покрытых агрегатах. Для развития зачатка волосяного фолликула требуется сохранение высокого пролиферативного потенциала клеток. Следовательно, покрытые агрегаты не соответствуют требованию модели зачатка волосяного фолликула.

Индукция начальных этапов фолликулогенеза в смешанных агрегатах

В смешанных агрегатах мы обнаружили локусы, в которых четко разделялась граница между клетками ДП и кератиноцитами. В этих локусах кератиноциты, находящиеся на границе с клетками ДП, экспрессию маркер развития фолликула *Lef1* (рис. 3а). Исследование маркера пролиферации *Ki67* выявило делящиеся кератиноциты в той же локализации (рис. 3б). Это указывает на эпителио-мезенхимные взаимодействия по фолликулярному типу. Чтобы подтвердить, что смешанные агрегаты являются моделью развивающегося зачатка волосяного фолликула, мы проводили окрашивание более поздних маркеров развития волосяного фолликула человека: Р кадгерина и молекулы адгезии *EpCam* (Gay et al., 2015). Окрашивание показало стабильную экспрессию Р кадгерина и *EpCam* в кератиноцитах (рис. 4). Экспрессия Р кадгерина свидетельствует о том, что запущен процесс нефолликулогенеза, так как данный белок экспрессируется не только в процессе развития волосяного фолликула, но и в волосяном фолликуле в фазе роста (Samuelov et al., 2012). Его экспрессия обнаруживается при регенерации волосяного фолликула посредством его индукции путем трансплантации клеток ДП (Inamatsu et al., 2006). Следовательно, смешанные агрегаты соответствуют модели зачатка развивающегося волосяного фолликула.

Главным отличием между покрытыми и смешанными агрегатами является добавление клеток ДП в виде суспензии или в виде агрегата. Причем, использование суспензии клеток ДП приводит к формированию зачатков волоса, в то время как использование агрегатов симулирует условия двумерного культивирования. Из этого можно заключить, что для упорядочивания структуры зачатка развивающегося волосяного фолликула требуются свободные межклеточные контакты клеток ДП одновременно с кератиноцитами. В суспензии кератиноцитов и клеток ДП, благодаря межклеточным контактам, они самоорганизуются и формируют упорядоченный агрегат, соответствующий зачатку развивающегося волосяного фолликула. В покрытых агрегатах этого не происходит, так как клетки ДП уже организованы в плотное скопление, и на поверхности этого скопления они ведут себя как в прикрепленной культуре.

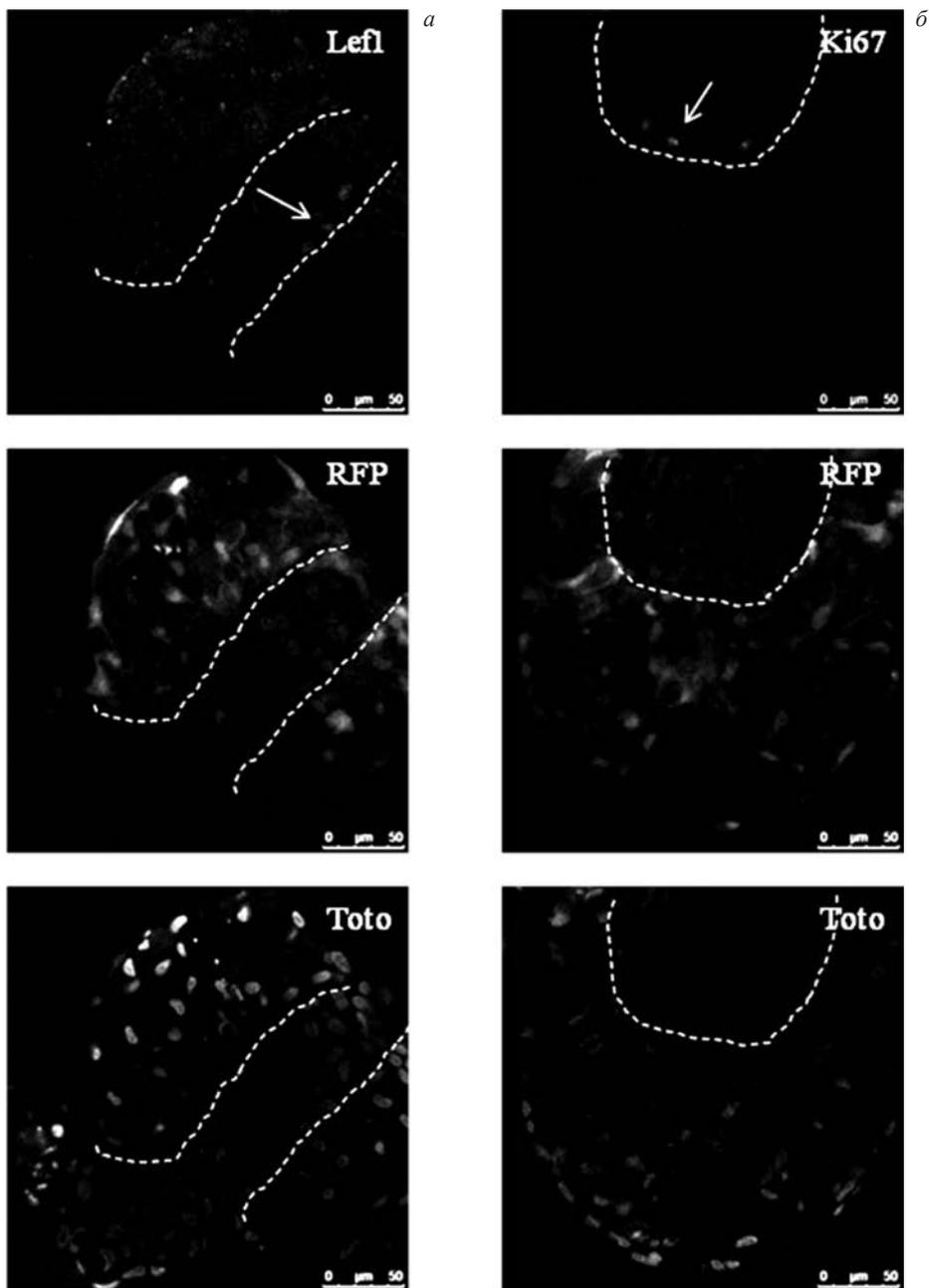


Рис. 3. Экспрессия маркеров фолликулогенеза в смешанных агрегатах; *a* – экспрессия Lef1, стрелкой отмечены Lef1+ ядра; *б* – экспрессия Ki67, стрелкой отмечены Ki67+ ядра. Пунктирной линией обозначены границы агрегатов клеток ДП. Конфокальная микроскопия.

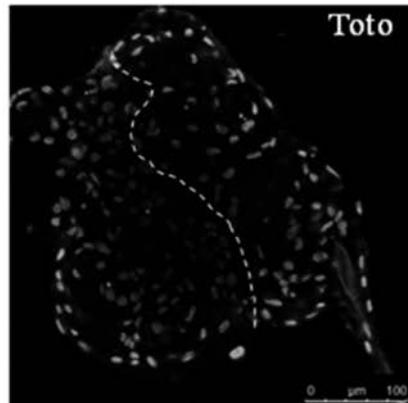
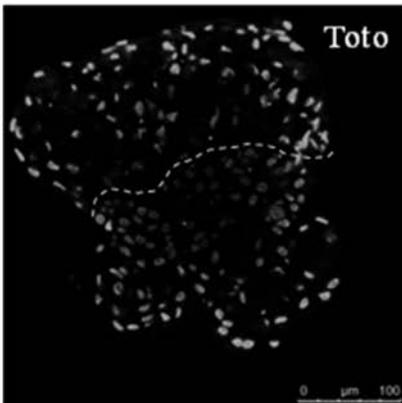
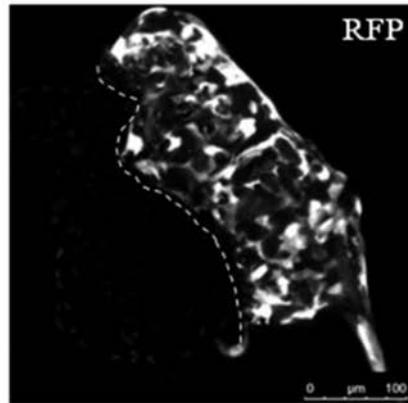
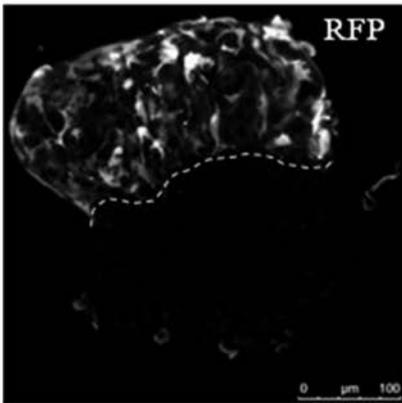
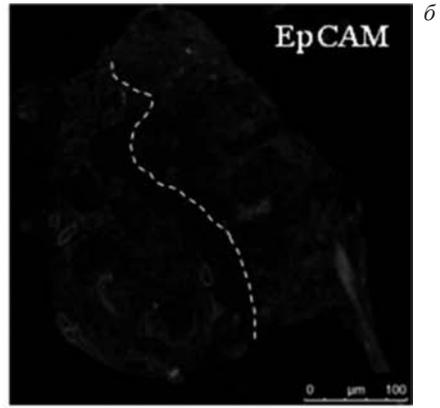
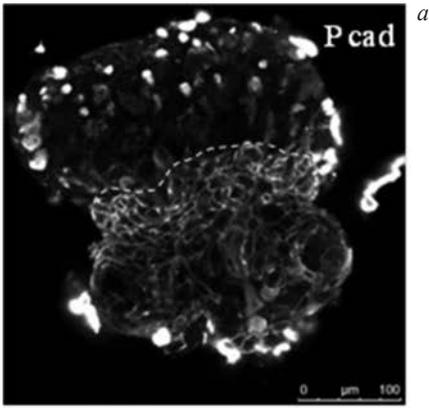


Рис. 4. Экспрессия маркеров фолликулогенеза в смешанных агрегатах; *а* – экспрессия Р кадгерина; *б* – экспрессия EpCam. Пунктирной линией обозначены границы агрегатов клеток ДП. Конфокальная микроскопия.

Снижение индуцирующих свойств ДП вызывает уменьшение размера агрегатов

Клетки ДП способны индуцировать новообразование волосяного фолликула при трансплантации в афолликулярные участки эпителия (Reynolds, Jahoda, 1992). При культивировании индуцирующие свойства клеток ДП снижаются с увеличением числа пассажей (Inamatsu et al., 1998). В нашей работе мы получали и исследовали агрегаты из клеток ДП 1 и 12 пассажей, с целью выявить, какую роль играют индуцирующие свойства клеток ДП в процессе самоорганизации зачатка развивающегося волосяного фолликула.

Значительнее всего полученные агрегаты отличались по своему размеру. Агрегаты, полученные из клеток ДП 12 пассажа, были значительно меньше, чем полученные из клеток первого пассажа (рис. 5). Если описывать процесс формирования с точки зрения процессов самоорганизации, то клетки 1 пассажа стимулировали формирование 1 крупного агрегата в одной висячей капле, в то время как клетки 12 пассажа формировали несколько менее крупных агрегатов в одной капле.

Также проводили иммуноцитохимическое исследование маркеров развития волосяного фолликула: Lef1, EpCam и P кадгерина. В обеих исследуемых группах агрегатов была обнаружена экспрессия вышеуказанных белков. Следовательно, снижение индуцирующих свойств клеток ДП нарушало только сам процесс формирования агрегатов, но не оказывало влияния на дальнейшее развитие зачатка волосяного фолликула.

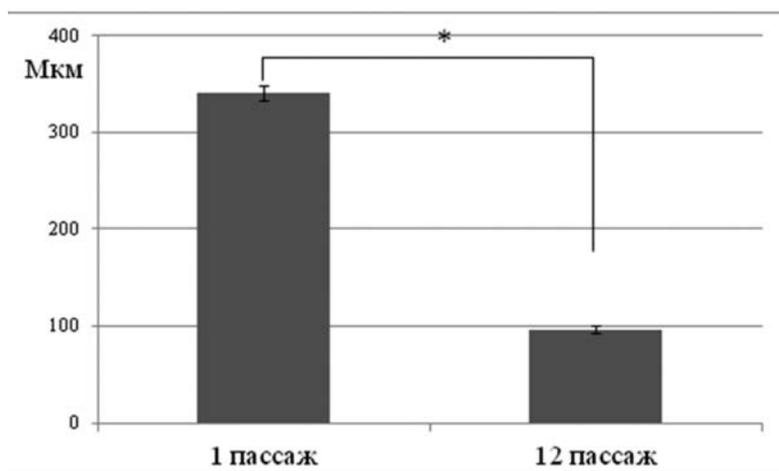


Рис. 5. Зависимость размеров агрегатов от индуцирующих способностей клеток дермальной папиллы. Ось ординат обозначает размер агрегатов в мкм. * – статистически значимо при $p < 0.05$, критерий Стьюдента.

Модернизация модели развивающегося зачатка волосного фолликула

Смешанные агрегаты культивировали в висячей капле до 14 сут., однако это не приводило к дальнейшему развитию структуры волосного фолликула. Для этого модель решили модернизировать. Одним из способов модернизации подобных моделей является заключение их специальный матрикс, который даст им возможность дальнейшего развития. Для своего исследования мы выбрали гель из коллагена I типа.

Сформированные агрегаты помещали в застывающий гель, так, чтобы они были целиком им окружены, после чего наблюдали за ними в течение 7 сут. Мы не обнаружили признаков дальнейшего развития агрегатов. Клетки ДП уже на следующие сутки после помещения в гель начинали мигрировать в толщу коллагена, затем распространяясь по нему (рис. 6). Миграция была отслежена по экспрессии RFP и специфического маркера клеток ДП – версикана. Кератиноциты не проявляли признаков дальнейшей миграции или пролиферации. По всей видимости, заключение агрегатов в гель пагубно сказывается на моделировании эпителио-мезенхимных взаимодействий. Во-первых, это активирует миграцию клеток ДП,

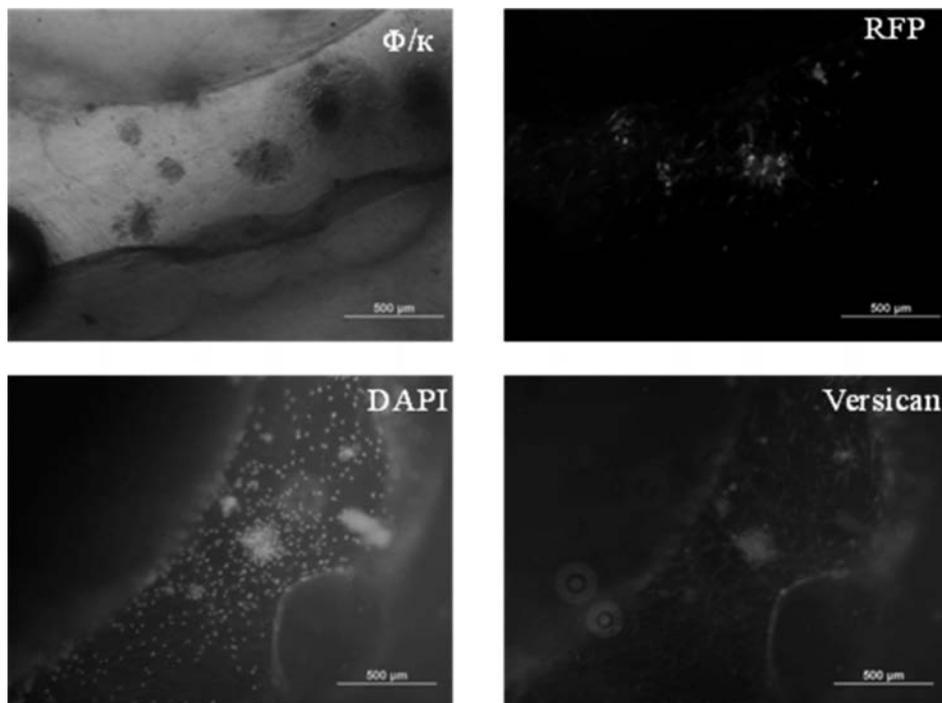


Рис. 6. Культивирование смешанных агрегатов в коллагеновом геле. Ф/К – фазовый контраст. Остальное – флуоресцентная микроскопия.

которая приближает клетки ДП к двумерным условиям культивирования. Во-вторых, это не стимулирует кератиноциты к дальнейшему развитию, то есть не имеет никаких преимуществ по сравнению с культурой в висячей капле. Следовательно, наиболее оптимальное взаимодействие между кератиноцитами и клетками ДП достигается только в том случае, когда они напрямую взаимодействуют друг с другом в жидкой среде под воздействием гравитации, как в условиях культивирования «висячая капля». Добавление гелеобразного матрикса нарушает это хрупкое взаимодействие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Клетки ДП являются весьма интересным объектом изучения морфогенеза благодаря своим индуцирующим способностям. Явление регенерации целого органа для организма млекопитающих является уникальным. Многие исследователи разрабатывали модели, в которых они пытались управлять подобным морфогенезом *in vivo* и *in vitro*. Полной регенерации исследователи добивались при трансплантации клеток подкожно животным с иммунодефицитом (Zheng et al., 2005, 2010). Однако в такой модели затруднительно влиять на механизмы самоорганизации клеток и изучать восстановление фолликулов. Требовались более упрощенные модели. Использование тканевых эквивалентов кожи для изучения процессов неофолликулогенеза осложнено тем, что клетки человека не способны стимулировать полноценное развитие фолликула в таких моделях (Leirós et al., 2014; Qi et al., 2008). В качестве альтернативы исследователи используют химерные искусственные эквиваленты, в которых клетки ДП получают из мыши (Sriwiriyanont et al., 2013). В условиях *in vitro* еще ни одна модель не позволила получить развивающийся волосяной фолликул из постнатальных клеток (Navlickova et al., 2004, 2008; Yen et al., 2010).

Агрегаты, полученные из эмбриональных клеток, развиваются в производящие волос фолликулы (Qiao et al., 2008; Ihara et al., 1991). Подобные различия между эмбриональными и постнатальными клетками наблюдаются также при получении зачатков зуба. Возможно получить в культуре развивающийся полноценный зуб из эмбриональных тканей (Nakao et al., 2007; Oshima et al., 2011), однако постнатальные стволовые клетки не развиваются в полноценный зуб даже после трансплантации (Jiang et al., 2014). Неспособность постнатальных клеток волосяного фолликула развивать полноценный фолликул объясняется не только высоким потенциалом дифференцировки эмбриональных клеток, но и разными механизмами, которыми фолликулярная мезенхима, взрослая или эмбриональная, регулирует неогенез фолликула. В исследовании Инаматсу (Inamatsu et al., 2006) сравнивали процессы индукции фолликулогенеза посредством трансплантации клеток постнатальной ДП мыши и эмбрионального дермального конденсата. Исследователи показали, что дермальный конденсат запускает процесс регенерации фолликула похожий на его эмбриональное

развитие. Постнатальная ДП регулирует процесс морфогенеза по-другому: она индуцирует начало нового цикла волосяного фолликула, стадию анагена. При этом эмбриональные стадии развития фолликул не проходят.

Мы использовали 2 модели агрегатов: смешанные и покрытые. Наиболее приближенной по своим характеристикам к развивающемуся волосяному фолликулу оказалась модель смешанных агрегатов. В этих агрегатах мы обнаружили локусы с четким разделением клеток ДП и кератиноцитов, в котором кератиноциты экспрессировали маркеры ранних стадий фолликулогенеза: *Lef1*, *ErCam* и *P* кадгерин. По всей видимости, формирование четкого разделения происходило именно в момент непосредственного формирования агрегатов, так как мы не наблюдали мигрирующих клеток. Следовательно, существует 3 возможных варианта агрегации: 1) сначала агрегирует ДП, затем вторично с ней агрегируют кератиноциты; 2) сначала агрегируют кератиноциты, затем вторично с ними агрегируют клетки ДП; 3) агрегация идет одновременно. Первый вариант предполагает первоначальное формирование большого агрегата из клеток ДП. Йен с коллегами (Yen et al., 2010) совместно культивировал клетки ДП и кератиноциты на неадгезивной поверхности и показал, что такой способ культивирования приводит к первичной агрегации клеток ДП, агрегат которой снаружи покрыт плотной муфтой кератиноцитов. Полученный результат не соответствует тому, что получили мы. Первичная агрегация кератиноцитов приводила бы к формированию плотных скоплений или тяжей кератиноцитов, окруженных клетками ДП. Подобную ситуацию мы и наблюдаем. Вероятно, третий вариант также возможен, поскольку иногда скопления кератиноцитов очень небольшие и плотно погружены в строму агрегата ДП. Скорость агрегации кератиноцитов, вероятнее всего, зависит от донора кератиноцитов.

На процесс организации агрегатов влияют индуцирующие свойства клеток ДП. Именно от индуцирующих свойств клеток ДП зависит размер агрегата. Если учесть, что клетки ДП агрегируют вторично и играют роль своеобразного геля, следовательно, можно предположить, что в процессе снижения их индуцирующих свойств они теряют свои поверхностные специфические контакты, за счет чего оказываются неспособными скрепить все агрегаты кератиноцитов.

Полученная модель смешанных агрегатов отображает ранние стадии регенерации волосяного фолликула в условиях культивирования. Это позволяет найти дальнейшие подходы к управлению этим уникальным процессом. В работе мы использовали коллагеновый гель, который успешно используется для развития почки развивающегося зуба (Nakao et al., 2007). Однако его использование не привело к желаемому дальнейшему развитию зачатка волосяного фолликула. Использование других гелеобразных систем в исследованиях приводило к меньшему упорядочиванию клеток разных тканей в агрегатах (Navlickova et al., 2004, 2008). Следовательно,

использование компонентов внеклеточного матрикса затормаживает процессы развития волосяного фолликула в культуре. Широкий простор для поиска остается в использовании факторов роста, стимулирующих клетки ДП или регулирующих цикл волосяного фолликула.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Chermnykh E.S., Vorotelyak E.A., Gnedeva K.Y.* et al. 2010. Dermal papilla cells induce keratinocyte tubulogenesis in culture // *Histochem cell biol.* V. 133. P. 567–76.
- Gay D.L., Yang C.C., Plikus M.V.* et al. 2015. CD133 expression correlates with membrane beta-catenin and E-cadherin loss from human hair follicle placodes during morphogenesis // *J. invest. dermatol.* V. 135. P. 45–55.
- Havlickova B., Bíró T., Mescalchin A.* et al. 2009. A human folliculoid microsphere assay for exploring epithelial- mesenchymal interactions in the human hair follicle // *J. invest. dermatol.* V. 129. P. 972–983.
- Havlickova B., Bíró T., Mescalchin A.* et al. 2004. Towards optimization of an organotypic assay system that imitates human hair follicle-like epithelial-mesenchymal interactions // *Br. J. dermatol.* V. 151. P. 753–765.
- Ihara S., Watanabe M., Nagao E., Shioya N.* 1991. Formation of hair follicles from a single-cell suspension of embryonic rat skin by a two-step procedure in vitro // *Cell tissue res.* V. 266. P. 65–73.
- Inamatsu M., Matsuzaki T., Iwanari H., Yoshizato K.* 1998. Establishment of rat dermal papilla cell lines that sustain the potency to induce hair follicles from a follicular skin // *J. invest. dermatol.* V. 111. P. 767–775.
- Inamatsu M., Tochio T., Makabe A.* et al. 2006. Embryonic dermal condensation and adult dermal papilla induce hair follicles in adult glabrous epidermis through different mechanisms // *Dev. growth differ.* V. 48. P. 73–86.
- Jiang N., Zhou J., Chen M.* et al. 2014. Postnatal epithelium and mesenchyme stem/progenitor cells in bioengineered amelogenesis and dentinogenesis // *Biomaterials.* V. 35. P. 2172–2180.
- Leirós G.J., Kusinsky A.G., Drago H.* et al. 2014. Dermal papilla cells improve the wound healing process and generate hair bud-like structures in grafted skin substitutes using hair follicle stem cells // *Stem cells transl. med.* V. 3. P. 1209–1219.
- Nakao K., Morita R., Saji Y.* et al. 2007. The development of a bioengineered organ germ method // *Nat. methods.* V. 4. P. 227–230.
- Oshima M., Mizuno M., Imamura A.* et al. 2011. Functional tooth regeneration using a bioengineered tooth unit as a mature organ replacement regenerative therapy // *PLoS One.* V. 6. P. 215–231.
- Qi S.H., Liu P., Xie J.L.* et al. 2008. Experimental study on repairing of nude mice skin defects with composite skin consisting of xenogeneic dermis and epidermal stem cells and hair follicle dermal papilla cells // *Burns.* V. 34. P. 385–392.

- Qiao J., Turetsky A., Kemp P., Teumer J.* 2008. Hair morphogenesis in vitro: formation of hair structures suitable for implantation // *Regen med.* V. 3. P. 683–692.
- Reynolds A.J., Jahoda C.A.* 1992. Cultured dermal papilla cells induce follicle formation and hair growth by transdifferentiation of an adult epidermis // *Development.* V. 115. P. 587–593.
- Sriwiriyant P., Lynch K.A., McFarland K.L.* et al. 2013. Characterization of hair follicle development in engineered skin substitutes // *PLoS One.* V. 17. P. e65664.
- Wu J.J., Liu R.Q., Lu Y.G.* et al. 2005. Enzyme digestion to isolate and culture human scalp dermal papilla cells: a more efficient method // *Arch. dermatol. res.* V. 297. P. 60–67.
- Yen C.M., Chan C.C., Lin S.J.* 2010. High-throughput reconstitution of epithelial-mesenchymal interaction in folliculoid microtissues by biomaterial-facilitated self-assembly of dissociated heterotypic adult cells // *Biomaterials.* V. 31. P. 4341–4352.
- Zheng Y., Nace A., Chen W.* et al. 2010. Mature hair follicles generated from dissociated cells: a universal mechanism of folliculoneogenesis // *Dev. dyn.* V. 239. P. 2619–2626.
- Zheng Y., Du X., Wang W.* et al. 2005. Organogenesis from dissociated cells: generation of mature cycling hair follicles from skin-derived cells // *J. invest. dermatol.* V. 124. P. 867–876.

Hair follicle regeneration *in vitro*

E.P. Kalabusheva, E.A. Vorotelyak

Hair follicles are skin appendages, which develop in result of epithelial-mesenchymal interaction. Hair follicle mesenchymal compartment, dermal papilla (DP), has an ability to induce hair follicle growth after transplantation in afollicular epidermis, and this ability maintains through several passages in culture. In current research we design the hair follicle early regeneration events in vitro, using DP cells and skin keratinocytes. We developed artificial hair germ model to study primary steps of stem cell self-organization during hair follicle regeneration.

УДК 581.41

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗРЫВЫ ТРАЕКТОРИИ ЭВОЛЮЦИИ ЕЛИ ПО ФРАКТАЛЬНОМУ ПАРАМЕТРУ

В.В. Галицкий

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
galvv@rambler.ru*

Представленная ранее секционная модель системы ветвей ели обыкновенной, которая кроме системы регулярных ветвей обязательно должна учитывать начальное торможение роста и межмутовочные ветви, распространена на диапазон (0,3) фрактального параметра модели μ , связывающего величину зеленой биомассы дерева и ее размер (для собственно ели $\mu \approx 1.8$). Показано, что модельные (с учетом только начального торможения роста и при остальных «еловых» параметрах) траектории времен жизни ветвей 2-го и 3-го порядков – $t_{D,2}(\mu)$ и $t_{D,3}(\mu)$ претерпевают разрывы 1-го рода (скачки) в окрестности $\mu_{jmr,2} \approx 1.4$ и $\mu_{jmr,3} \approx 2.9$ соответственно. Разрывы исчезают при учете в модели также и межмутовочных ветвей. Как следует из древесной архитектуры и модельных динамик зеленой биомассы ветвей всех порядков ели, причиной разрывов является модульное строение дерева и начальное торможение его роста, которые являются врожденными свойствами растений. Из этого следует, что подобные разрывы траекторий при некоторых значениях μ_{jmr} могут иметь место, по крайней мере, для древесных растений с периодическим ростом. Как показывает модельный анализ системы ветвей ели, разрыв траектории преодолевается с возникновением межмутовочных ветвей. Известно много других хвойных видов, не имеющих таких ветвей. Это позволяет предполагать, что межмутовочные ветви – не единственное средство. Таким образом, разрывы траекторий в пространстве параметров модели можно рассматривать как источник или спусковой крючок для дивергенции видов, различающихся как морфологически, так и возможно использованием других механизмов «исправления» траекторий соответственно конкретным обстоятельствам. Приведены зависимости характеристик разрывов от модельных параметров: положение μ_{jmr} и величина разрыва $\Delta t_{D,2}$ вдоль направлений, которые коллинеарны соответствующим осям параметров. Зависимости показывают наличие разрывов в широких диапазонах.

Ключевые слова: секционная модель дерева, ель, система ветвей, время жизни, начальное торможение роста, межмутовочная ветвь, фрактальный параметр, пространство параметров, разрыв траектории, дивергенция.

ВВЕДЕНИЕ

В работах (Галицкий, 2006, 2010) была выделена секционная структура дерева с периодическим ростом и описана модель динамики биомассы¹ секции как разность зеленых биомасс соосных смежных *виртуальных* деревьев, вложенных друг в друга. На рис. 1 схематично изображено подобная структура. Такой способ выделения структуры позволил при достаточно

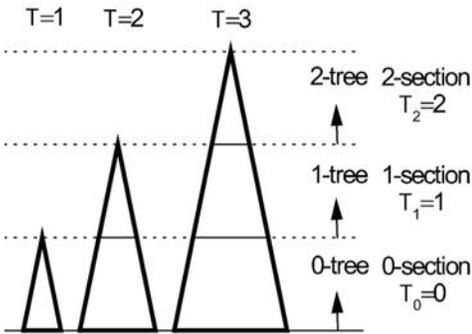


Рис. 1. Схема динамики секционной структуры дерева: несколько первых секций и виртуальных деревьев.

простых предположениях о динамике зеленой биомассы дерева и ходе роста его высоты разложить динамику биомассы дерева на динамику биомассы секций и таким образом получить динамику распределения зеленой биомассы по секциям (высоте дерева). С использованием естественного предположения о монотонности и ограниченности динамики зеленой биомассы дерева модель продемонстрировала как ряд свойств, имеющих аналоги в реальности, и так и возможность получения варьированием трех параметров

модели ряда распределений биомассы по высоте (секциям) дерева, которые могут быть ассоциированы с довольно далекими друг от друга видами деревьев.

СЕКЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ЗЕЛЕННОЙ БИОМАССЫ ДЕРЕВА

Полагая динамику фотосинтезирующей биомассы дерева известной, для описания динамики биомассы секции, было использовано представление о *виртуальном дереве* – верхней части реального дерева, которая начинается с рассматриваемой секции. Каждой i -секции, таким образом, сопоставляется свое виртуальное i -дерево с биомассой B_i . В результате динамика биомассы i -секции дерева может быть представлена как разность биомасс смежных *виртуальных* деревьев, вложенных друг в друга

$${}^0b_i(T) = B_i(T) - B_{i+1}(T), \quad (1)$$

а динамика биомассы дерева соответственно может быть разложена на сумму динамик биомассы секций, составляющих дерево.

¹ Биомасса понимается как физиологически активная часть полной массы дерева, часть биомассы является фотосинтезирующей (зеленой), последняя и фигурирует в тексте; фитомасса – физиологически пассивная часть полной массы.

Если секции и виртуальные деревья появляются с шагом по времени ΔT , то i -секция, которая появилась в момент T_i , будет иметь зависимость биомассы 0b_i от возраста дерева T

$${}^0b_i(T - T_i) = B_i(T - T_i) - B_{i+1}(T - T_i - \Delta T), \quad (2)$$

где $B_i(x)$ – динамика виртуального i -дерева ($i=0, 1$) и любая из функций равна нулю, когда ее аргумент $x \leq 0$.

В работе И.А. Полетаева (1966) для изометрического дерева была получена простая балансовая модель увеличения его высоты H_{pit} :

$$H_{\text{pit}}(T) = H_m \text{th}(T/A_1), \quad (3)$$

где $\text{th}(\dots)$ – гиперболический тангенс, а H_m и A_1 параметры. При аллометрическом росте биомасса дерева связана с линейным размером дерева:

$$B(T) = B_m (H(T)/H_m)^\mu, \quad (4)$$

где μ – аллометрический параметр, рассматриваемый далее как фрактальный. Выражение (4) используется далее с заменой B_m на $B_{m,i}$ для виртуальных i -деревьев. При моделировании акропетального оголения ствола дерева использовалась функция $f_0(x)$

$$B_{m,i} = B_m, x = H_i / H_m, f_0(0) = 1, f_0(1) = 0, \quad (5)$$

имитирующая зависимость биомассы виртуального i -дерева от высоты его появления $H_i = H_{\text{ар},i}$, для ели $f_0(x) = (1 - x)^r$ (Галицкий, 2010).

СИСТЕМА ВЕТВЕЙ ДЕРЕВА

В работе (Галицкий, 2012) секционная модель дерева была распространена на систему ветвей дерева, которые несут зеленую биомассу соответствующих секций. Приложение этой модели к натурным данным (Цельникер, 1994) о временах жизни ветвей имеющих четырех порядков ели обыкновенной показало, что в этом случае кроме системы *регулярных* ветвей, описываемой этой моделью, необходимо учитывать также две особенности роста ели.

Одна из них – начальное торможение роста – может быть связана с историей вида, вторая – наличие межмутовочных ветвей – с вариабельностью освещенности (Казимиров, 1971; Цельникер, 1994; Трескин, 1973; Крамер, Козловский 1983). Модель показала хорошее соответствие натурным данным.

В данной статье рассматривается поведение модели системы ветвей дерева (число имеющих порядков ветвей и их времена жизни) при варьировании параметра μ и обсуждаются возможные интерпретации в связи с некоторыми известными данными о происхождении и эволюции растений.

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ БИОМАССЫ СИСТЕМЫ ВЕТВЕЙ ДЕРЕВА

Реальная секция дерева включает в себя (рис. 2) междуузлие (часть ствола) и мутовку ветвей 1-го порядка (для ели обычно из пяти ветвей). Структура ветви любого порядка, вообще говоря, такая же, как всего дерева – ветвь может быть представлена последовательностью секций, каждая из которых порождается парой смежных *виртуальных ветвей* того же порядка и состоит из междуузлия и мутовки из двух (для ели) ветвей следующего порядка, появляющейся через год. Для простоты формул полагаем, что свойства виртуальных ветвей j -порядка ($j > 1$) и порожденных ими секций j -ветви не зависят от их положения на j -ветви (кроме сдвига по времени, т. е. индекса k , который далее принимаем $k = 0$). Для виртуальных i -деревьев вид зависимости $B_{m,i}$ от высоты их появления (от i) (5) влияет явно на распределение биомассы дерева по высоте (Галицкий, 2010).

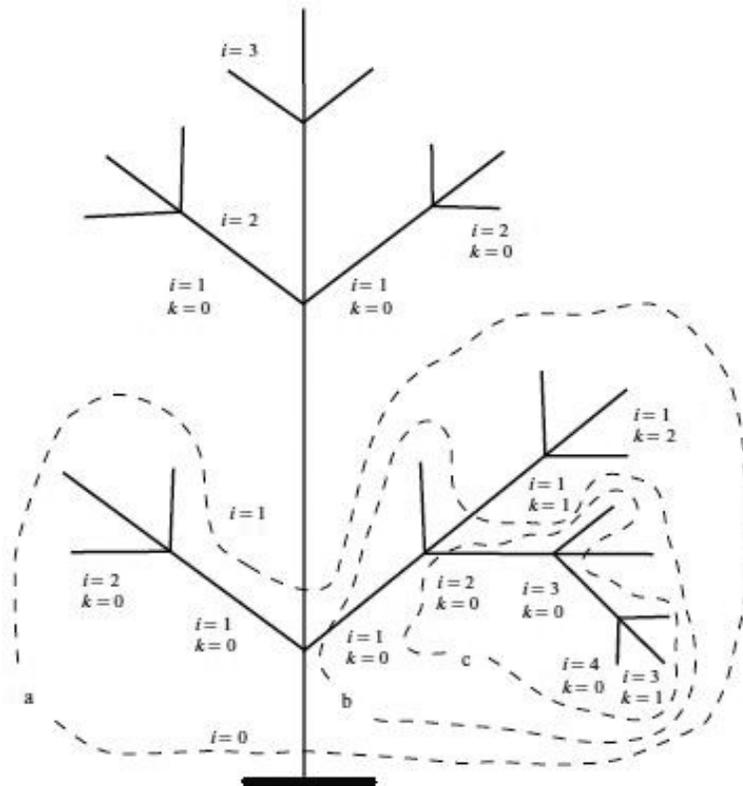


Рис. 2. Схема секции (i) дерева и *регулярные* ветви 1-го и высших порядков (j). Выделены контурами: a – секция $i=0$ дерева с мутовкой ветвей 1-го порядка, b – секция $k=0$ ветви 1-го порядка 0-секции дерева с мутовкой ветвей 2-го порядка, c – секция $k=0$ ветви 2-го порядка с мутовкой ветвей 3-го порядка.

Модель динамики зеленой биомассы регулярной системы ветвей свободно растущего дерева пролептического типа может быть представлена в следующей форме (Галицкий, 2012):

$${}^1br_i(T - T_i - \Delta T) = ({}^0b_i(T - T_i) - {}^0bi_i(T - T_i))/5, \quad (6)$$

$${}^jb_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) = {}^jbr_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^jbr_i(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T), \quad (7)$$

$${}^{j+1}br_i(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T) = ({}^jb_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^jbi_i(T - T_i - (j + k)\Delta T))/2, \quad (8)$$

где jb_i – биомасса k -секции ветви j -го порядка мутовки i -секции дерева, T_i – момент появления i -секции, ΔT – шаг по времени; ${}^{j+1}br_i$ – биомасса ветви порядка $j + 1$, являющейся частью мутовки k -секции j -ветви и соответствующих ветвей i -секции дерева порядков от j до 1; jbi_i – биомасса междоузлия i -секции, если таковая (биомасса) имеется (далее везде левый верхний индекс – порядок ветви и 0 для ствола дерева, правый нижний – номер порождающей секции ствола). Все функции равны нулю для неположительных значений аргументов.

Динамика биомассы виртуальных деревьев, порождающих секции дерева и их мутовки, описывается σ -образной² функцией и, соответственно, динамика биомассы секции дерева, согласно формуле (1), описывается колоколообразной функцией, которая, уменьшаясь со временем, остается положительной. Соответственно, скелетные ветви (1-го порядка) мутовки этой секции дерева согласно (6) при достаточно малой межмутовочной биомассе, вообще говоря, весьма долгое время могут не отмирать (см. ниже). В отличие от динамики биомассы дерева (0-ветвь, σ -функция) динамика биомассы виртуальной ветви 1-го порядка, порождающая секции с ярусами ветвей 2-го порядка, описывается колоколообразной функцией. Поэтому ветви 2-го и следующих порядков, биомасса которых вычисляется по аналогичной формуле (7), принципиально имеют, в отличие от ветвей 1-го порядка, конечное и уменьшающееся с ростом j время жизни и соответственно возможный максимальный порядок ветвей невелик.

Заметим, что рекуррентные выражения (7) и (8) имеют физический и биологический смыслы в течение первых интервалов времени, когда эти выражения и члены в их правых частях положительны. Продолжение этих выражений после таких интервалов обычно знакопеременное и не должно приниматься во внимание (рис. 3, штриховые линии). В частности, если биомасса какой-либо j -ветви в какой-то момент после или при появлении ветви, стала меньше или равна нулю, то сама ветвь и все ветви высших порядков на этой ветви с этого момента отсутствуют, даже если при этом соответствующие выражения (7) и (8) для них положительны.

² Положительные монотонно растущие ограниченные функции типа (3), (4). Термин предложен Д.О. Логофетом как обобщение S -образных функций.

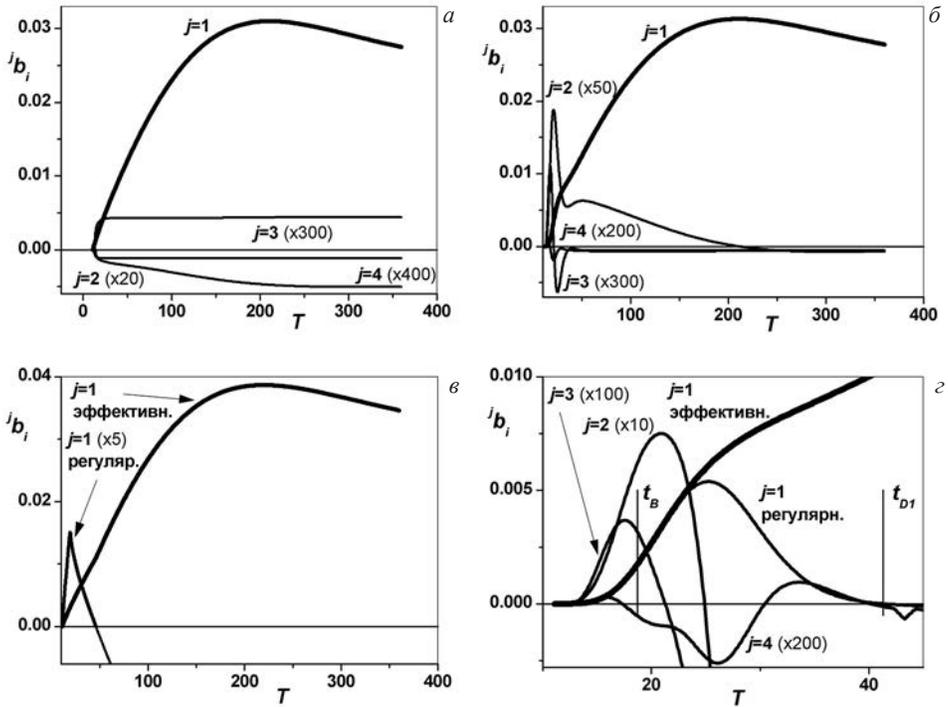


Рис. 3. Динамика биомассы j -ветвей модели ели (Галицкий, 2012); штриховые линии – фиктивные продолжения кривых (см. текст). На рисунке в скобках указаны масштабирующие множители для отдельных кривых, a – только регулярные ветви (выражения (6)–(8)). Параметры модели – A_1, r, μ ; b – модель регулярных ветвей (6)–(8) с учетом только торможения начального роста (+2 параметра); b – модель регулярных ветвей с учетом только межмутовочных ветвей (+2 параметра); c – полная модель, показана *эффективная* (совместная) динамика регулярной и межмутовочной биомасс (жирная линия) секции из пяти 1-ветвей, после отмирания регулярных ветвей (момент t_{D1}) динамика продолжается новыми межмутовочными. На врезках начальные участки динамики.

На рис. 3 приведены примеры модельных динамик биомассы ели для системы только регулярных ветвей (a) и для этой же системы, дополненной двумя субмоделями – начального торможения роста (b) и межмутовочных ветвей (b). Значения семи параметров модели (c) подобраны так, что модельные и натурные длительности жизни ветвей имеющих 4-х порядков ели обыкновенной Подмосковья (Цельникер, 1994) отличались не более единицы процентов каждая. При этом было получено значение параметра $\mu \approx 1.8$. В таблицах 1 и 2 приведены два набора натуральных данных и соответствующих модельных величин и соответствующих значений параметров полной модели (рис. 3 c). Более подробно – см. Галицкий, 2012.

Таблица 1. Натурные и модельные значения возраста отмирания j -ветвей ели обыкновенной $t_{D,j}$

Вариант модели	$t_{D,1}$	$t_{D,2}$	$t_{D,3}$	$t_{D,4}$
Натурные данные, выборка 1	31	15	11	«7»
Модельные значения, #31	31.30	14.86	11.25	7.306
Натурные данные, выборка 2	26	12	8	«5»
Модельные значения, #19	26.14	11.64	7.578	5.089

Примечание: натурные данные, выборки 1 и 2 (Цельникер, 1994); кавычки - корректировка натуральных величин; возраст ветвей отсчитывается от момента появления соответствующей секции дерева; секция дерева $i = 10$.

Таблица 2. Параметры полных моделей системы ветвей ели

Параметры	A_1	r	μ	τ_w	w	t_B	β
#31, выборка 1	219.1	0.6649	1.830	8.994	2.637	8.700	1.235
#19, выборка 2	344.6	1.120	1.861	5.383	3.021	7.507	1.326

Примечание: A_1 – параметр модели И.А. Полетаева (1966), (3) и (4), $H_{pl} = H_m \text{th}(T/A_1)$; r – параметр, связывающий максимальную биомассу $B_{m,i}$ виртуального i -дерева с высотой H_i его появления, $B_{m,i} = B_m * f_0(x)$, $f_0(x) = (1-x)^r$, $x = H_i/H_m$; μ – фрактальный параметр (1); τ_w и w – параметры модели начального торможения роста $H(T) = H_{pl} * (\text{th}(T/\tau_w))^w$; t_B и β – параметры модели межмутовочных ветвей (Галицкий, 2012).

ЭВОЛЮЦИЯ МОДЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ВЕТВЕЙ ПО ПАРАМЕТРУ μ . ДИАПАЗОН (0,3)

На рисунке 4а приведены зависимости продолжительностей жизни $t_{D,j}$ от μ для регулярных ветвей всех существующих порядков ($1 \leq j \leq 4$) в диапазоне $0 \leq \mu \leq 3$ при значениях остальных параметров модели $A_1 = 102.69$ и $r = 1.1243$, исходно найденных для полной модели ели обыкновенной (подобно рис. 4б). Ветвь порядка 1 появляется при $\mu \approx 0.9952$, не отмирает за модельное время ($T \leq 360$) и, соответственно, не отображается на рисунке.

Рисунок 4а демонстрирует интересные особенности модели системы регулярных ветвей дерева. Во-первых, в интервале значений μ $[0, 0.9952)$ отсутствуют ветви любых порядков, что может означать, что биомасса размещается непосредственно на стволе дерева. Ветвь 1-го порядка имеется при всех $\mu \geq \approx 0.9952$. При $\mu \geq 0.9952$ и до $\mu \approx 1.0$ имеются ветви 2-го порядка, причем при $\mu \rightarrow \approx 1.0$ длительность жизни ветви 2-го порядка постепенно уменьшается и ветвь исчезает. В интервале μ $[\approx 1.0, \approx 1.9876)$ имеется только ветвь 1-го порядка, при $\mu > 1.9876$ есть также 2-ветвь, а в интервале $[1.9876, \approx 1.998]$ имеется ветвь и 3-го порядка. Продолжительность жизни ветви 3-го порядка при $\mu \rightarrow \approx 1.998$ постепенно уменьшается и она исчезает. Далее до $\mu \approx 2.9825$ имеются ветви только 1-го и 2-го порядков,

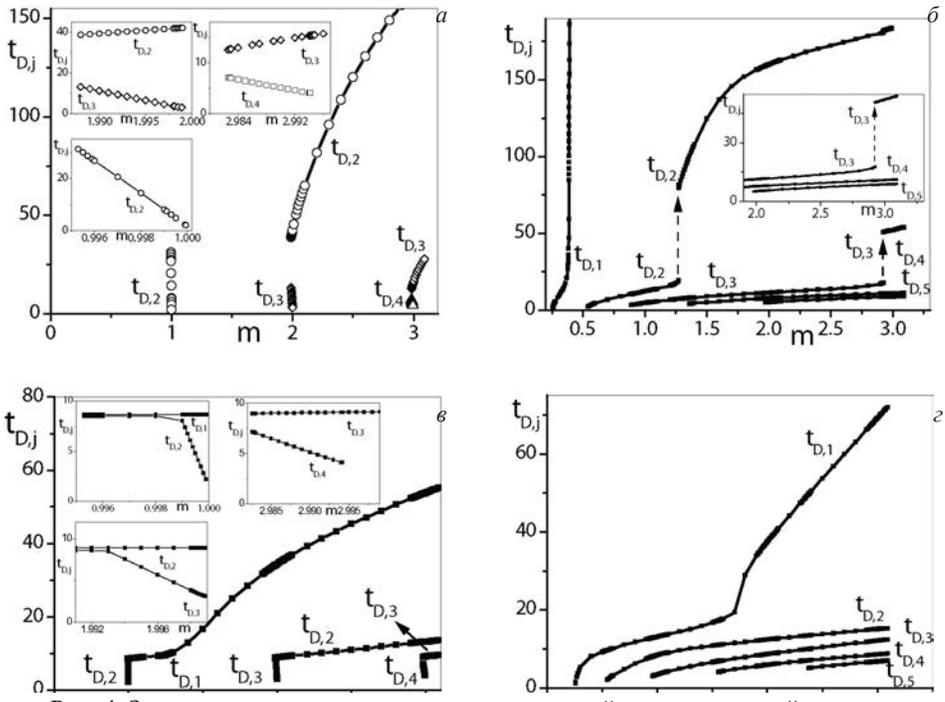


Рис. 4. Зависимости модельных продолжительностей жизни $t_{D,j}$ ветвей дерева от параметра μ (значения других параметров получены для ели, Галицкий, 2012): *а* – только регулярные j -ветви; на врезках в крупном масштабе интервалы j -ветвей вблизи целых значений μ ; *б* – зависимости $t_{D,j}$ от μ при дополнении модели *а* субмоделью начального торможения роста дерева; на врезке увеличенный масштаб вблизи места разрыва функции $t_{D,j}(\mu)$, штриховыми стрелками показаны места разрыва; *в* – зависимости $t_{D,j}(\mu)$ при дополнении модели *а* субмоделью межмутовочных ветвей; на врезках увеличенный масштаб вблизи целых значений μ ; *г* – зависимости $t_{D,j}$ от μ при одновременном дополнении модели *а* субмоделями начального торможения роста и межмутовочных ветвей.

при $\mu > 2.9825$ есть также 3-ветвь и в интервале $[2.9825, 2.9941]$ имеется также ветвь 4-го порядка, которая при $\mu \rightarrow \approx 2.9941$ исчезает. На рис. 4а зависимости для ветвей 1-го, 2-го, 3-го и 4-го порядков ($j = 1, 2, 3, 4$) показаны на врезках их «эфемерные» версии в крупном масштабе вблизи целых значений параметра μ . При других наборах параметров A_1 и r регулярной модели эти зависимости могут несколько меняться, например, отсутствовать ветвь 4-го порядка, но характер зависимостей сохраняется.

Представляет интерес рассмотреть, как может меняться эволюция по параметру μ длительностей жизни ветвей, если дополнить модель системы регулярных ветвей дерева субмоделями, использованными в модели ели (Галицкий, 2012) и упомянутыми выше. На рис. 4б представлен пример соответствующих зависимостей $t_{D,j}(\mu)$ для случая дополнения модели системы регулярных ветвей только субмоделью начального торможения роста дерева. В отличие от регулярного варианта модели теперь появляется

ся 1-ветвь гораздо раньше ($\mu \approx 0.2595$) и не отмирает за модельное время (360 лет при $\mu > 0.3910$). Ветви порядков $j > 1$ также появляются существенно раньше. «Эфемерные» интервалы существования ($j > 1$)-ветвей отсутствуют, но при некоторых значениях μ длительность существования 2- и 3-ветвей весьма резко (возможно скачком) значительно увеличивается.

На рисунке 4в приведен результат дополнения модели регулярных ветвей только субмоделью межмутовочных ветвей (Галицкий, 2012). «Эфемерные» интервалы сохраняются, а длительность жизни регулярной 1-ветви здесь ограничена на всем интервале значений μ и значительно меньше, чем в предыдущем (рис. 4б) варианте модели. Собственно этот эффект межмутовочных ветвей и использовался в модели системы ветвей ели обыкновенной (Галицкий, 2012; Цельникер, 1994).

Результат одновременного дополнения модели регулярных ветвей субмоделями начального торможения роста и межмутовочных ветвей представлен на рис. 4г. В этом случае «эфемерные» интервалы отсутствуют и ветви всех возможных порядков появляются при значительно меньших значениях μ , а при $\mu > \approx 2.0$ появляется и 5-ветвь. Зависимости $t_{D,j}(\mu)$ монотонно растут с μ .

Как показано в работах Галицкого (2013, 2015), в начале диапазона μ (0,1) вследствие происхождения растений путем эндосимбиоза цианобактерий и протистов зеленая биомасса может рассматриваться как система фотосинтезирующих «точек» на отрезке. В связи с такими реальностями происхождения и фрактальными свойствами множества групп точек параметр μ в этом диапазоне реально имеет специфическую форму зависимости от числа точек и их групп, что приводит к начальному торможению роста размера (длины) системы фотосинтезирующих точек, которое в ходе эволюции эндосимбиотической системы сменяется экспоненциальным ростом. Как видно из рис. 3б, начальное торможение роста имеет место как обязательный атрибут онтогенетической динамики морфологии ели (см. рис. 4а, б и Галицкий, 2012). Таким образом, можно полагать, что «эфемерные» траектории (рис. 4а) реализоваться не могут в принципе, так как начальное торможение всегда присутствует в онтогенезе растения. В связи с этим вариант модели системы регулярных ветвей, дополненной только субмоделью межмутовочных ветвей (рис. 4в) также не может реализоваться. Реальными вариантами являются варианты рис. 4б, г.

О РАЗРЫВАХ ЗАВИСИМОСТЕЙ $t_{D,j}(\mu)$

Согласно рис. 3б, г, времена жизни ветвей определяются первыми интервалами положительности знакопеременных функций. С этим связаны возможность появления их и особенности кинематики скачков точек пересечения этих функций с осью абсцисс (корней функций) при изменении параметров этих функций. На рис. 5 представлена модельная иллюстрация этого механизма. При небольшом и плавном изменении μ корень

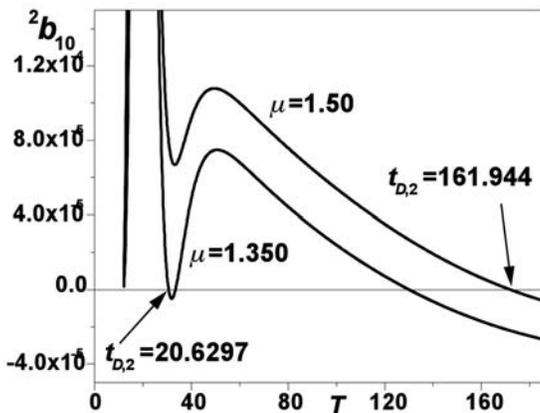


Рис. 5. Скачкообразное изменение корней функции $t_{D,2}(\mu)$ зависимости времени жизни 2-ветви; ${}^2b_{10}$ – биомасса ветви 2-го порядка 10-й секции ствола ели для двух значений μ .

вения эндосимбиоза (Галицкий, 2015). Таким образом, скачки времен жизни ветвей 2-го и 3-го порядков есть врожденное свойство древесных структур и, соответственно, по-видимому, должны происходить при некоторых значениях μ в ходе эволюции по этому параметру каждого вида дерева с периодическим ростом в среде с нестабильной освещенностью.

Разрывы функций $t_{D,j}(\mu)$, как показано в работе Галицкого (2013), возникли у предка ели и были купированы путем возникновения межмутовочных ветвей (рис. 4б, з), т. е. в результате превращения этого предка морфологически в современную ель. В работе Галицкого (2012) было высказано предположение, что возникновение межмутовочных ветвей у ели явилось ответом на внезапное увеличение освещенности (Краммер, Островский, 1983), т. к. регулярные ветви текущего года, выросшие из почек, заложенных в предыдущем году, создают сосудистую систему с пропускной способностью, недостаточной для увеличившейся освещенности. Вновь пробудившиеся почки и межмутовочные ветви создают новую сосудистую систему, соответствующую текущему повышенному давлению ассимилятов, и при этом, как следует из модели и из натуральных данных (Трескин, 1973) фактически выступают в качестве ликвидаторов старых регулярных ветвей. Подтверждением такой интерпретации модельных и натуральных фактов служат результаты по декапитации ветвей воллемии (*Wollemia nobilis*), в результате которой произошло пробуждение спящих почек (Tomlinson, Haggatt, 2011). В обоих случаях инициатором пробуждения спящих почек выступало повышенное давление ассимилятов, как следует из натуральных наблюдений (Курсанов, 1976) и моделирования дальнего транспорта ассимилятов у деревьев (Галицкий, 2009).

функции изменяется скачком в 8 раз.

Как видно из описания модели динамики биомассы системы ветвей дерева, знакопеременный характер динамики ветвей порядка выше первого (скелетных) является следствием двух факторов. Первый – наличие системы регулярных ветвей, которое в свою очередь есть следствие модульного строения растения, и второй – начальное торможение роста, проявляющееся уже на стадии возникно-

ПАРАМЕТРИЧЕСКИЕ ЗАВИСИМОСТИ ХАРАКТЕРИСТИК РАЗРЫВОВ ФУНКЦИЙ $T_{D,j}(M)$

Разрывы $t_{D,2}(\mu)$ являются по математической терминологии разрывами 1-го рода, когда существуют конечные пределы стремления к точке разрыва с обеих сторон, и характеризуются положением μ_{imp} и величиной скачка $\Delta t_{D,2}$. На рис. 6 представлены зависимости этих характеристик от некоторых параметров модели системы регулярных ветвей с добавлением субмодели начального торможения. Зависимости вычислены для наборов параметров, найденных для ели по натурным данным выборок 1 и 2 (таблицы 1, 2), для которых величины $\mu_{\#31}$ и $\mu_{\#19}$ довольно близки. Каждый график представляет зависимость от одного из параметров, т. е. вычислен вдоль прямой в пространстве параметров модели, коллинеарной оси соответствующего параметра. Штриховыми линиями указаны соответствующие значения из таблицы 2.

Приведенные зависимости позволяют представить некоторые особенности поведения модельной характеристики ели (например, $t_{D,j}$) в пространстве параметров модели, т. е. могут быть рассмотрены в контексте представления о *морфологическом ландшафте* (ландшафт приспособленности, Niklas, 1995) и как некая аналогия т. н. эпигенетического ландшафта (Уоддингтон, 1947). Применительно к обсуждаемой модели такой ландшафт целесообразно рассматривать для модели регулярных ветвей с начальным торможением (рис. 4б). Такое рассмотрение интересно само по себе, но особенно интересно при размещении в этом пространстве моделей разных видов, что позволило бы наглядно оценить их родственные связи. Для этого, однако, необходимо иметь для них, по крайней мере натурные данные, которые в настоящее время имеются только для ели (Цельникер, 1994).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показало моделирование динамики системы ветвей ели, набор величин продолжительностей жизни ветвей всех порядков однозначно и в компактной форме характеризует динамику системы ветвей дерева, т. е. структуры его зеленой биомассы и при этом является его весьма чувствительной характеристикой. Это позволяет предполагать, что подобное свойство может быть присуще и другим (по крайней мере, хвойным) деревьям.

Анализ монопараметрических траекторий (по μ и некоторым другим параметрам) в пространстве параметров модели системы *регулярных* ветвей с начальным торможением роста для ели показывает наличие особенности таких траекторий (Галицкий, 2013, 2015) – появление в ходе эволюции по фрактальному параметру разрыва траекторий при некотором значении этого параметра, связывающего величину зеленой биомассы и размер дерева. В случае ели, как показывают натурные наблюдения (Трескин, 1973) и модель системы ветвей дерева (Галицкий, 2012), этот разрыв путем мутаций был компенсирован, и непрерывность траектории сохранилась в

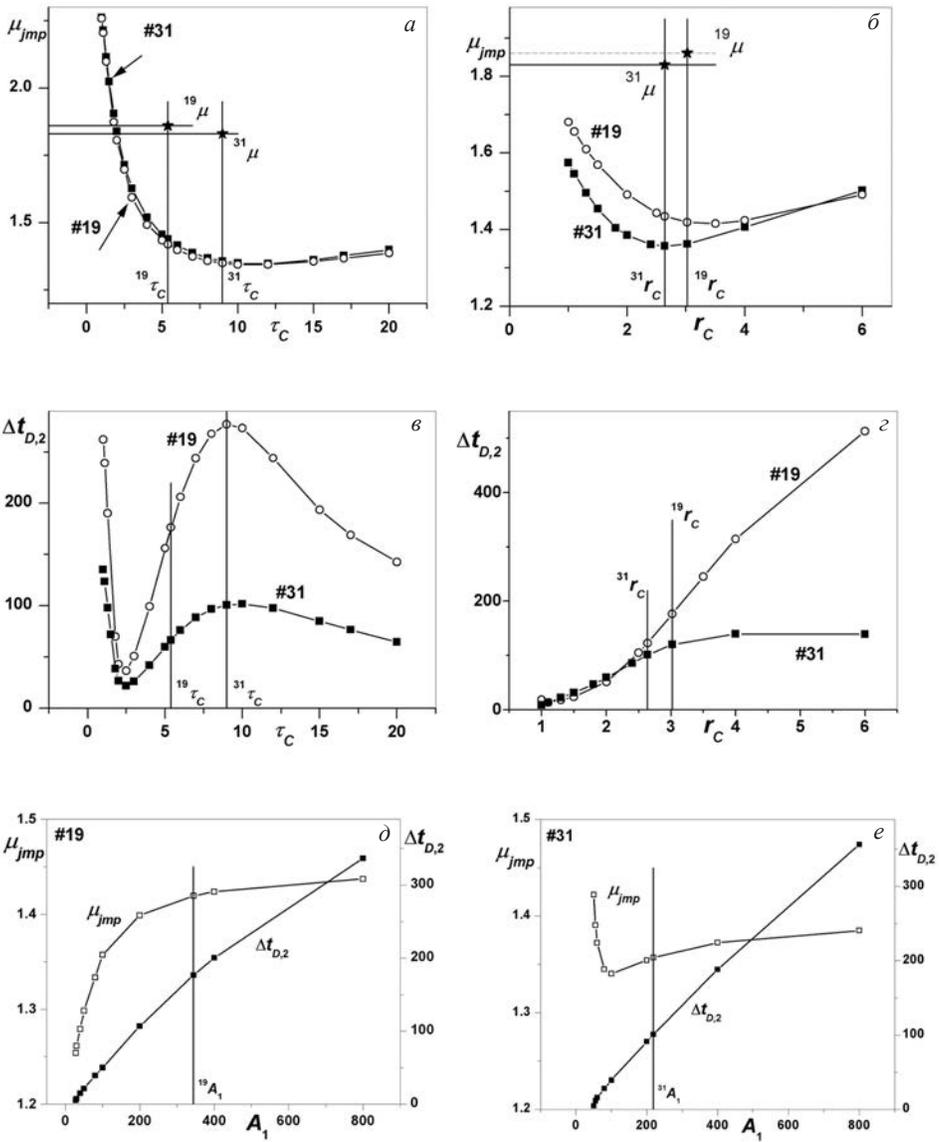


Рис. 6. Зависимости характеристик скачков функции $t_{D,2}(\mu)$ от параметров полной модели динамики системы ветвей ели: положение μ_{jmp} скачков от параметров субмодели начального торможения $\mu_{jmp}(\tau_C)$ – (a) и $\mu_{jmp}(r_C)$ – (б) для наборов #19 и #31 остальных параметров; величина скачков $\Delta t_{D,2}$ от параметров субмодели начального торможения $\Delta t_{D,2}(\tau_C)$ – (в) и $\Delta t_{D,2}(r_C)$ – (г) для наборов остальных параметров #19 и #31; положение μ_{jmp} и величина $\Delta t_{D,2}$ скачков от параметра A_1 модели системы регулярных ветвей для наборов #19 – (д) и #значения остальных параметров модели (см. табл. 1 и 2).

результате появления у предка ели межмутовочных ветвей, т. е. превращения этого предка морфологически в современную ель. Межмутовочные ветви однако отсутствуют³ или обычно не проявляются у других хвойных (сосна, лиственница, воллемия и другие), хотя согласно модели разрыв, м. б. при других значениях фрактального и других параметров, также должен был возникать. Это может означать, что для таких видов механизмы компенсации могут быть другими.

Разрывы траекторий в пространстве параметров модели являются следствием модульной организации роста дерева и его начального торможения, т. е. врожденных свойств дерева. Они являются внутренним и весьма существенным источником развития не только морфологической структуры, но и появления и изменения разнообразных структур, функций и механизмов, с помощью которых растения могут регулировать собственное развитие и приспосабливаться к нестабильности среды. Это определяет необходимость поиска соответствующих механизмов и способов их реализации в природе для других видов деревьев и разработки и анализа соответствующих моделей динамики системы ветвей.

Очевидно, что эти морфологические проблемы и модельные способы их решения, по сути, непосредственно связаны с анализом эволюционных траекторий в пространстве параметров обсуждаемых здесь морфологических моделей, т. е. с изучением морфологического ландшафта в пространстве параметров моделей, как в определенном смысле аналога соответствующего эпигенетического ландшафта (Уоддингтон, 1947). Моделей эпигенетических ландшафтов организма пока нет и, по-видимому, путь к ним долгий, но обсуждаемые здесь морфологические модели могут оказаться полезными, по крайней мере, для понимания соответствующих проблем. Так, в недавней статье (Nystedt et al., 2013) был впервые представлен полный геном ели (*Picea abies*), неожиданной особенностью которого явилось наличие в нем необычно большого количества т. н. молчащих генов. Эти гены никак себя не проявляют в функционировании организма и их смысл и история появления не ясны. Исходя из модели системы ветвей ели (Галицкий, 2012), необходимым элементом которой являются межмутовочные ветви и их появление в ответ на изменение освещенности (Крамер, Козловский, 1983), можно предположить, что эти молчащие гены есть результат истории неких, возможно периодических, манипуляций с геномом, связанных с регулированием свойств спящих почек, из которых вырастают межмутовочные ветви. Т.е. морфологическое моделирование формулирует для исследований генома гипотезу, основанную на реальных данных и представлениях, которая, вообще говоря, может быть подвергнута анализу.

³ Однако межмутовочная зеленая биомасса в виде брахибластов обычно присутствует у многих хвойных (и не только) в течение нескольких лет.

В этой связи следует отметить подход (Niklas, 1995), который, используя палеонтологические данные и их датировки, общие представления о физиологических и экологических процессах в растениях и их сообществах, позволил *имитировать* ландшафт приспособленности растений эпохи ранней эволюции и получить общее представление о проблеме. Указываемые самим автором статьи (Niklas, 1995) недостатки этого подхода являются следствием его практически полностью имитационного характера. В частности, автором статьи отмечается, что *«когда формальные математические модели созревают, и когда они подвергнуты и противостоят нападению испытаниями экспериментальными тестами с использованием живых организмов, эволюционные биологи могут положиться на эти модели с большей уверенностью. Пока, однако, модели для эволюции, такие как обсуждаются в этой статье, должны рассматриваться скептически. В лучшем случае они могут в настоящее время использоваться как числовые метафоры для того, чтобы исследовать предположения о сложности эволюционных процессов и механизмов»* (пер. В.Г.). Можно заметить, что представленная здесь и в работах (Галицкий, 2012, 2013) модель дерева вполне удовлетворяет этому критерию *«зрелости модели»*. Она достаточно проста, отражает основные морфологические процессы, дает правильную и отчетливую реакцию на реальные натурные данные о современной ели (Цельникер, 1994) и при распространении ее на ситуацию появления первых растений (Галицкий, 2015) показывает соответствие представлениям современной теории симбиогенеза (Маргелис, 1983) и началам фрактальной геометрии (Федер, 1991). Остается лишь еще раз указать на отсутствие натурных данных о временах жизни ветвей всех порядков деревьев, в первую очередь хвойных, для которых могли бы быть получены отчетливые морфологические, физиологические, экологические и т. п. данные об особенностях их онтогенеза для идентификации их положения в пространстве параметров модели.

Автор признателен А. Алексеенко (А. Alexeuenko) за полезные консультации и обсуждение вопросов, связанных с геномом ели норвежской.

Работа была частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 06-04-49366). Материалы статьи представлялись на конференциях: 5-й Международной «Математическая биология и биоинформатика» (Пушино, окт. 2014), «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» (Москва, апр. 2015), 4-й Национальной «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 18–21 мая 2015 г.). Вычислительные ресурсы предоставлялись Межведомственным суперкомпьютерным центром (МСЦ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галицкий В.В.* 2006. О динамике распределения по высоте биомассы свободно растущего дерева. Модельный анализ // ДАН. Т. 407. № 4. С. 564–566. (Galitskii V.V. 2006. Dokl. biol. sci. 407(4):166–168).
- Галицкий В.В.* 2009. Модельный анализ динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева // Электронный журн. «Математическая биология и биоинформатика», 2009. Т. 4. № 1. 1–19. [http://www.matbio.org/downloads/Galitskii2009\(4_1\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Galitskii2009(4_1).pdf)
- Галицкий В.В.* 2010. Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы // Журн. общ. биол. Т. 71. № 1. С. 19–29.
- Галицкий В.В.* 2012. Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. Модельный анализ // Журн. общ. биол. Т. 73. № 6. С. 442–452. (Galitskii V.V. 2013. Biomass dynamics of higher-order tree branches: An analysis of the model // Biol. bull. rev. 3(5): 412–421).
- Галицкий В.В.* 2013. Об эволюции формы дерева по фрактальному параметру. <http://vixra.org/abs/1311.0105>
- Галицкий В.В.* 1915. Траектории эволюции в пространстве параметров секционной модели зеленой биомассы кроны ели // Мат-лы 4 Нац. научн. конф. «Математическое моделирование в экологии», Пущино, ИФХБП РАН, 18–22 мая 2015, 39–40. http://ecomodelling.ru/emm2015/files/EcolMod2015_Proceedings.pdf
- Казимиров Н.И.* 1971. Ельники Карелии. Л.: Наука. 139 с.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* 1983. Физиология древесных растений. Пер. с англ. М.: Лесная промышленность. 462 с. (Kramer P.J., Kozlowski T.T. 1979. Physiology of trees. N.-Y.: Acad. press).
- Курсанов А.Л.* 1976. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука. 646 с.
- Маргелис Л.* 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. Пер. с англ. М.: Мир. 352 с. (Margulis L. 1981. Symbiosis in cell evolution. W.H. Freeman and Comp.).
- Полетаев И.А.* 1966. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. Проблемы кибернетики. Вып. 16. М.: Наука. С. 171–190.
- Трескин П.П.* 1973. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука. С. 222–240.
- Уоддингтон К.Х.* 1947. Организаторы и гены. М.: ГИИЛ. 240 с.
- Федер Е.* 1991. Фракталы. М.: МИР. 260 с. (Feder J. 1988. Fractals. N.-Y.: Plenum press).
- Цельникер Ю.Л.* 1994. Структура кроны ели // Лесоведение. № 4. С. 35–44.
- Hanson M.R., Kohler R.H.* 2006. A Novel View of Chloroplast Structure // Plant physiology online. <http://5e.plantphys.net/article.php?ch=&id=122>
- Niklas K.J.* 1995. Morphological evolution through complex domains of fitness // Eds W.M. Fitch, F.J. Ayala. Tempo and mode in evolution: genetics and paleontology 50 years after Simpson. Washington (DC): Nat. acad. press (US).

- Nystedt B., Street N.R., Wetterbom A. et al. 2013. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution // Nature. 497: 579–584. doi:10.1038/nature12211
- Tomlinson P.B., Haggert B.A. 2011. Partial shoot reiteration in *Wollemia nobilis* (Araucariaceae) does not arise from 'axillary meristems' // Ann. bot. V. 107. P. 909–916.

Morphological discontinuities of evolutionary trajectories of spruce along the fractal parameter

V.V. Galitskii

Presented earlier the sectional model of spruce branches system, which in addition to a system of regular branches have to take into account the initial braking growth and inter-verticil branches extended to the range of (0.3) of a fractal model parameter μ , linking the value of the green biomass of a tree and its size (for proper spruce $\mu \approx 1.8$). It is shown that the model trajectories of the lifetimes of tree branches of 2nd and 3rd order – $t_{D,2}(\mu)$ and $t_{D,3}(\mu)$ have discontinuities of the 1st kind (jumps) in the vicinity of $\mu_{jmp,2} \approx 1.4$ and $\mu_{jmp,3} \approx 2.9$ respectively, taking into account only the initial braking of growth and for the rest "spruce" parameters. Discontinuities disappear if also inter-verticil branches accounted for in the model. As it follows from the wood architecture and model dynamics of green biomass of branches of all orders of spruce, cause of discontinuities is the modular structure of the tree and the initial braking of growth that are inherent properties of plants. It follows that such discontinuities of trajectories for certain values μ_{jmp} may occur, at least for woody plants with periodic growth. Model analysis of spruce branches system shows that the gap is overcome with the emergence inter-verticil branches. There are many other species of conifers that do not have such branches. This suggests that inter-verticil branches – not the only means. Thus, discontinuities of trajectories in space of the model parameters can be considered as the source or the trigger for the divergence of species, differing both morphologically and possibly by using other mechanisms of correction of the trajectories with respect to specific circumstances. Dependencies of the characteristics of the discontinuities of some model parameter are shown: position μ_{jmp} and size $\Delta t_{D,2}$ of the gap in the directions that are collinear to axes of corresponding parameters. Dependencies show the presence of discontinuities in a wide ranges of parameters.

УДК 575.85

**ЭПИГЕНЕЗ КАК ТЕЛЕОЛОГИЧЕСКАЯ (ИРРАЦИОНАЛЬНАЯ)
ОСНОВА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ:
ПРИЧИНА «СВЕРХУ ВНИЗ»**

С.С. Лазарев

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

Историческая (=качественная) форма движения соответствует череде в поэтапной, эписистемной смене целостных систем «идеальное – материальное» как разномасштабной в пространстве-времени формы движения, связанной с действием иррациональной причины «сверху вниз»: причины нарастания общей сложности (многокомпонентности) в общей истории процессуальности и основы теории относительности качественно значимой формы движения. Ее итог – формирование максимально сложного процесса (человеческой Личности), осознавшего себя как гносеологически творческую личность по завершению всей истории, начатой онтологической активностью метафизического «Времени».

Нельзя говорить, что целое больше, чем сумма частей... Организм – не сумма, а система.

И.И. Шмальгаузен

Мы должны признать творческий или изобретательный характер Вселенной...
Детерминизм попросту ошибочен...
Тенденции и предрасположенности...
привели к великому развертыванию жизни,
к эволюции жизни.

К. Поппер

Тема настоящей статьи касается, прежде всего, методологической основы понимания научных проблем, которые в Западной цивилизации (в Античности) исходно базировались на высшем, метафизическом уровне миропонимания, что и предопределило ее более быстрый технологический рост по сравнению с цивилизациями Востока, «застрявшими» на религиозных формах миропонимания.

Тем самым, методологический (теоретический) уровень решения наиболее сложных проблем в любой из наук, в том числе проблемы биологической эволюции, необходимо определен наивысшим, уже метафизическим уровнем их сущностного понимания. О необходимости метафизического подхода к решению наиболее сложных проблем в науке я начал писать давно, но более важными сейчас мне кажутся статьи последних лет (Лазарев, 2013, 2014, 2015).

Этот уровень научной проблематики соответствует осознанию того, что любое историческое движение (процесс) основано на попеременно значимой чередой преобладания двух основных типов причин: 1) – внутрисистемной («снизу вверх») и 2) – эпистемной («сверху вниз»), о чем подробнее будет сказано ниже.

Совместное действие двух причин – их попеременное преобладание – онтологически означает крайнюю неравномерность исторических процессов, что гносеологически соответствует именно иерархической по форме реконструкции любой истории, совершенствование которой есть процесс приближения к событийно значимой чередой того, что было на самом деле.

Историческая форма движения, в отличие от физических и химических процессов (процессов универсальных), принципиально ненаблюдаема и не подлежит экспериментальным проверкам – тому, с чего начиналась наука Нового времени (с конца XVII в.).

В исторических науках вместо наблюдений и экспериментов мы имеем дело только с материально оставленными следами истории, обычно очень неполными, а иногда уникальными. Поэтому вместо процедуры измерения (основы точных наук) гносеологическую основу любой истории составляют качественно значимые (многокомпонентные), поэтапные реконструкции онтологической смены состояний систем, имевших место «там и тогда», но в гносеологическом режиме «здесь и сейчас».

И к этому фундаментальному отличию – отличию между категориями «количество» и «качество» – сводится суть точных наук, основанных на метафизической подсистеме «Число – Пространство», в отличие от исторических наук, основанных на метафизической подсистеме «Пространство – Время».

В метафизической, т. е. наивысшей основе триединства целостной и чисто идеальной системы «Число – Пространство – Время» («Ч – П – В»), функция «П» – это, с одной стороны, – функция четырехмерной (длящейся) «сцены» посюстороннего исторического «спектакля», а с другой стороны, – функция объединения двух метафизических подсистем: «Ч – П» (основы точных наук) и «П – В» (основы исторических наук). С первой из них связан рационально значимый, математически выразимый (универсальный) фундамент истории, который, будучи таковым, сохраняется на всем ее протяжении. А со второй («П – В») – поэтапная, качественно значимая

(=многокомпонентная) и разномасштабная в пространстве-времени смена состояний систем «идеальное – материальное» («И – М»): как своего рода последовательность разномасштабных «шагов истории» и как основа именно иерархической формы классификации процессов в исторических науках.

В ней объединяющая функция – функция целостности системы «И – М» (связи, отношения, причинность) – принадлежит именно компоненту «И», который и определил многообразие пространственно-временных уровней в исторической череде (в приостановках) смены состояний систем «И – М». А поскольку она не может наблюдаться непосредственно, «здесь и сейчас» (как основа экспериментирования), то по необходимости подлежит процессам гносеологических реконструкций: процессам «сверху вниз». Это и есть особенность любых исторических реконструкций, страдающих неполнотой исходно онтологических, качественно значимых данных. Между тем, наука Нового времени начиналась с изучения универсальных, количественно значимых данных экспериментов как основы физических процессов.

Можно поэтому сказать, что точность в науке основана на категории «количество» – категории докачественной (дотворческой), связанной с процедурой измерения, но не классификации. Последняя – основа реконструкции любой истории как истории качественно неоднородных процессов: основа иерархической формы их классификаций.

К этому и сводится суть относительности качественно значимой формы исторического движения вообще (не только биологического): относительность исторического движения есть пространственно-временная отнесенность как форма движения систем «И – М».

Итак, все три элемента метафизически исходной Первотриады «Ч – П – В» соответствуют структуре той, уже посюсторонней идеальности, возможность появления которой возникла в момент Большого взрыва как момента возникновения микроскопической формы материи («М»), а соответственно – и возникновения уже посюсторонней, системной структуры «И – М».

Вот почему я счел необходимым структурно обособить тот максимально инвариантный (общий) уровень системно значимого движения (и его понимания) всей посюсторонней истории процессов, который возник в момент Большого взрыва – события, разделившего два мира: трансцендентно-трансцендентальный (запредельный) мир чистой и неструктурированной идеальности, недоступной нашему пониманию, с одной стороны, и привычный, феноменально явленный нам мир необозримого многообразия всей посюсторонней реальности, с другой стороны. Я имею в виду тот наивысший, уже метафизический уровень посюсторонней системности, который онтологически обусловил саму возможность исторического движения как онтологической смены состояний систем «идеальное – материальное» (далее «И – М») и как гносеологическую основу его понимания.

Таким образом, двуединую систему «И – М» можно рассматривать как максимально высокий (даже в масштабе метафизики) уровень структуры посюсторонней реальности – онтологической и гносеологической. В свою очередь, «И» включает в себя все три элемента идеальности метафизической структуры «Ч – П – В». А компонент «М» в структуре «И – М» объединяет не только все феноменально доступное нам многообразие материальных форм в режиме «здесь и сейчас», но и ту часть исторического многообразия прошлого, следы которого сохраняются лишь фрагментарно (неполно). Но именно они служат основой для исторических реконструкций систем «М → И» в режиме «здесь и сейчас» (Заварзин, 2010; Лазарев, 2013) тех процессов, которые имели место в истории «там и тогда»: «И → М». Стрелки показывают диаметрально противоположную направленность активности в соответствующих процессах: онтологических («И → М») и гносеологических («М → И»).

При этом исходно значимая, онтологическая идеальность истории уникальна (неповторима) в отличие от всегда неокончательных гносеологических реконструкций идеальности любой истории.

Важно также подчеркнуть композиционное различие в составе идеальных компонентов, используемых в точных науках («Ч – П») и в науках исторических («П – В»). Их объединяет категория «П», но различают две другие метафизические категории исходно чистой идеальности: «Ч» и «В» как основы двух типов наук. В контексте изложенного ясно, что именно идеальный компонент в системе «И – М» является той активностью, которая была не только исходно онтологической основой движения как функции метафизического «Времени» (I_1), но также и активности гносеологической, т. е. вторичной (I_2). Последняя была исторически сформирована («выношена») в материальных недрах движения систем «И – М». Соответственно, максимально общая (метафизическая) модель всей посюсторонней истории процессов такова: « $I_1 \rightarrow M \rightarrow I_2$ ».

В этой схеме I_1 соответствует максимально рациональному началу общей истории процессов, т. е. идеальности физико-математической и универсальной, возникшей в момент Большого взрыва: появление системы « $I_1 \rightarrow M$ ». Здесь «М» – исходно микроскопическая форма материального компонента системы, соответствовавшая началу (а точнее – фундаменту) всего исторически значимого движения как смены усложнявшихся состояний систем «И – М». А « I_2 » в общей схеме посюстороннего движения, наоборот, соответствует идеальности максимально иррационального итога исторического движения как итога длительной и поэтапной смены разномасштабных в пространстве-времени состояний систем «И – М»: историческая форма движения, которую я называю эписистемной (качественной, т. е. многокомпонентной). Это означает, что физико-математический фундамент истории основан

на метафизической категории «количество», а любое историческое движение – на категории «качество».

Можно сказать, что началу исторического (многокомпонентного) движения соответствует гегелевский переход «количества в качество». Но концу истории соответствует обратный переход «качества в количество». Однако это вторичное «количество» совсем другое: оно соответствует качественно значимому уровню полноты конца всей истории, т. е. достижению максимально возможного количества тех качественных процессов, которые потенциально уже обладают способностью к сфере творческой деятельности как процессу « $I_1 \rightarrow M \rightarrow I_2$ », но могут оставаться в «карусели» круговых процессов « $I_1 \leftrightarrow M$ ». А в последних идеальность не в состоянии совершить творческий «полет» через «материальный трамплин» как лишь средства по достижению творчески гносеологической (вторичной) идеальности по схеме « $I_1 \rightarrow M \rightarrow I_2$ », т. е. идеальности, означающей замыкание всей творческой истории процессов, начатой онтологической идеальностью метафизического «Времени» (I_1).

Отсутствие качественно значимых компонентов в исходно физических процессах, как фундаменте истории, позволяет называть физические системы «малыми системами» (Стёпин, 1986). И к этому сводится, с одной стороны, смысл пространственно-временной универсальности «малых систем», а с другой стороны, смысл понятия «необходимость» как «однозначность» в физических процессах, «основанных на вещи как неизменном теле, а процессе как перемещении тела в пространстве». Наоборот, понятие «большая система» предполагает необходимость «новой категориальной матрицы», т. е. категории «качество», где случайность это «не как нечто внешнее по отношению к необходимости, а как форма ее проявления», для которой и необходима «новая категориальная матрица». А это и есть категория «качество». При этом наполнение вещи разными качествами – это уже не монотонный процесс, подобный механическому перемещению абстрактного тела (массы) в пространстве как сущности физического (механического) движения. Череда в смене качественных состояний систем «И – М» обладает общей тенденцией к росту их сложности (многокомпонентности), что характеризует суть исторических процессов.

Важно, что все они конечны, а конечность – это аналог дискретности, и наиболее инвариантное свойство материи как составной части движения систем «И – М». Что касается идеального (=континуального) компонента в системе «И – М», то это – наследие бесконечной и вечной, запредельной трансцендентности как чистой и неструктурированной идеальности, недоступной нашему пониманию. Поэтому не случайно, наверное, что наука Нового времени началась с физики, в которой материальная составляющая системы «И – М» редуцирована до фундаментального для физики понятия («категории») «материальная точка»: своего рода «материальная идеаль-

ность», или «видимая идеальность». И в этом нелепо звучащем сочетании двух слов выражена гениальная суть анонимности (универсальности) физического начала посюсторонней основы движения как невидимого фундамента всего величественного здания Природы: фундамента, основанного на категории «количество».

А мы сами – венчающий Природу пик максимальной сложности, основанной на исторически значимой категории «качество». Поэтому и сущность нашей позиции по реконструкции исторического прошлого соответствует взгляду на историю «сверху вниз». Он означает принципиальную невозможность предсказаний любой истории с позиции «снизу вверх». Это возможно лишь для максимально простых (универсальных, единосистемных) процессов – процессов физико-химических, движение которых основано на одной-единственной, внутрисистемной причине «снизу вверх».

Последняя соответствует либо категории «количество» (в физике), либо исходно единой категории «качество», т. е. исходно простейшей мере как фундаментальной основе начала тотального непостоянства (усложнения) всей истории посюстороннего движения. Эта простейшая, но уже качественно значимая мера (мера еще количественно выразимая) и образует основу параметрической (сетчатой, доиерархической) системы как порядка, основанного на причине «снизу вверх» в таблице химических элементов Д.И. Менделеева.

В ней исходно качественная, но максимально простая (элементарная), однородно монотонная мера еще не предполагает существования иерархически неравномерного и многокомпонентного свойства в последовательной череде исторического движения как смене качественно значимых состояний сложных систем. Но, тем не менее, эта последовательность уже отражает историю возникновения элементов (именно элементов) качественно значимого движения как исторического начала (или, если угодно, – «включения») исторически системного движения: движения как смену состояний систем «И → М», имеющих общую тенденцию к росту сложности и, соответственно, к уникальности.

Итак, конечность (=дискретность) – наиболее инвариантное свойство материи – определяет также и конечность всей системы «И – М» как максимально общей основы качественной, т. е. исторической формы движения: сначала онтологической (процессы в природе), а затем и гносеологической (эпиприродные процессы). Но последние протекают по обратно ориентированной схеме «М → И». Тем самым, метафизически общая (двухкомпонентная) схема всей истории процессуальности такова: « $I_1 \rightarrow M \rightarrow I_2$ ». В ней I_1 – это наследие исходно трансцендентной (чистой) идеальности, которую в нашем посюстороннем мире можно связывать с идеальностью как полевой напряженностью в широком смысле слова (не только идеальностью физических процессов). Но идеальность I_2 – это уже конечный

продукт длительной истории усложнения процессов: идеальность вторичная, гносеологическая, «выношенная» в материальных недрах движения систем «И → М».

Онтологически исходная идеальная активность, как творчески полевая активность природных процессов, была по существу осознана еще Гераклитом Эфесским: «Мудрость заключается в одном: познавать мысль как то, что правит всем во всем» (Лосев, 1970, с. 47). Но это до сих пор не осознается даже некоторыми крупнейшими биологами современности, критически настроенными на идею эмбриональных полей А.Г. Гурвича (Лазарев, 2014, с. 62).

Наиболее сложные, методологические проблемы в любой науке невозможно понять без обращения к высшему, уже метафизическому уровню их понимания, т. е. детерминизму, на котором основана структура любого исторического процесса, обусловленная совместным действием («встречей») двух типов процессуальных причин:

1 – причина «снизу вверх», т. е. причина рациональная (логически понятная), внутрисистемная на любом из уровней сложности системной иерархии: начиная от универсальности («везде и всегда») физического движения, основанного на категории «количество», и заканчивая максимально сложным, а соответственно – уникальным уровнем той, уже заключительной формы качественного движения, с которой связано достижение максимума исторической сложности эпibiологического процесса – процесса рефлексии человеческой Личности (терминала истории).

2 – причина «сверху вниз», т. е. причина иррациональная, творческая, эписистемная, которая приводит к максимуму эписистемных «шагов» истории как достижению максимума многокомпонентности в структуре процессов.

Гносеологическая причина «сверху вниз» связана с наиболее сложным уровнем научной проблематики – проблематики метафизической. Хорошо известным примером этого была ситуация, сложившаяся в физике в начале XX в., которая возникла в связи с появлением квантовой механики: дискуссия между А. Эйнштейном и Н. Бором. По существу, она касалась проблемы соотношения (совмещения) чистой идеальности – «И» (=континуальности) и материальности – «М» (=дискретности). Последняя в классической физике была редуцирована до чистой идеальности – до фундаментального понятия «материальная точка».

Суть этого понятия, хотя и относится к движению феноменально явленному (материальному), но оно максимально редуцировано до чистой идеальности как фундаментального понятия классической физики, предполагающего наличие массы (сущности количественно выражимой). К понятию «материальная точка» и сводится своего рода методологический «фокус» точности, проделанный физиками: переключение гносеологического внимания в научной методологии на чисто идеальный аспект «И»

в онтологически исходной структуре всей реальности, возникшей в момент Большого взрыва как момента возникновения структуры «И – М». Но такого рода «фокус» (основа механического движения) уже невозможен для процесса исторического движения как смены целостных состояний систем «И – М», т. е. систем качественно значимых (многокомпонентных), феноменально явленных.

В основе другой точной науки – химии – находится универсальная мера – мера количественно выражимая как основа предсказуемости в параметрической (сетчатой) форме системы химических элементов Д.И. Менделеева.

Универсальность меры в химических процессах была выражением (продолжением) универсализма, свойственного точным наукам, но вместе с тем означала также и первооснову качественно выраженной, уже системной формы движения, связанного с появлением материально значимой дискретности. Однако эта дискретность (основа системности) была еще крайне бедной, но именно поэтому и обладала свойством параметрической (доисторической) формы движения: движения уже системного, но пока что доиерархического – параметрического. Вот почему мечта А.А. Любищева о создании рационально выражимой (параметрической) формы классификации биоисторических (сложных, многокомпонентных) процессов не может быть реализована в принципе.

Это означает, что появление свойства иерархичности – неравномерности и разномасштабности в исторической смене состояний систем «И – М» – соответствует границе между науками точными (физика, химия) и науками историческими, связанными с поэтапной (эписистемной) сменой иерархически организованных систем – основой исторически значимых реконструкций.

В самой системе «И – М» (в ее замкнутости) идеальный компонент выполняет функцию внутрисистемной устойчивости – устойчивости по «горизнтали» как организационной функции метафизического «Пространства». Но в периодических (и разномасштабных в пространстве-времени) разрядках идеальной напряженности – в эписистемной смене состояний систем – проявляется инновационная (творческая) функция компонента «И»: функция метафизического «Времени». Такая периодичность в смене функций как двух типов проявления активной идеальности и образует неравномерность (иерархически значимую периодичность) в эписистемном движении систем «И – М» как череды их относительно устойчивых состояний (приостановок в движении) – череды, характеризующую общеисторическую тенденцию к усложнению систем «И – М».

Онтологически творческую функцию метафизического «Времени» осознал А. Бергсон (1999). И эту творческую функцию «Времени» насле-

дует высший уровень достижения исторической сложности: уровень процесса рефлексии истории, а главное – осознания высшим процессом своей гносеологической роли в ее завершении.

Таким образом, если физика – самая точная из наук – по существу не имеет в своей основе феноменально явленных (конкретных) референтов как основы качественной формы движения, то химия в этом смысле занимает промежуточное положение между внеисторической наукой физикой и науками историческими. Действительно, она вроде бы уже имеет материально значимый референт. Однако он феноменально не воспринимается непосредственно и в этом смысле остается бесформенным, но уже обладает свойством материальности – массой, которая хотя еще и «безвидна», но уже не «пуста».

Такая особенность химической формы движения материи – формы универсальной (хотя в основе уже качественной) – позволяет гносеологически выражать ее через категорию «количество», но как жесткой (однозначной) меры, а соответственно и относить химию к разряду точных наук. Количественно она уже сильно ограничена, а качественно еще предельно бедна, что и определяет ее переходное положение: в ней уже появляется «призрак» качественно значимой меры, но меры «бедной», количественно выразимой (качественно монотонной). Соответственно химия, как и физика, характеризуется свойством предсказуемости, образуя, в отличие от физики, уже качественно значимый фундамент истории, но истории максимально медленной: космологической.

Поэтапное постфизическое усложнение исторически значимой, онтологической последовательности в череде суперсистем физических → химических → геологических → биологических и, наконец, гуманитарных, соответствует нарастанию в них онтологических уровней качественно значимой, иерархической сложности, которая в идеале должна соответствовать сложности гносеологической. Но добиться полного тождества онтологического и гносеологического аспектов структурирования невозможно. И это, очевидно, имеет отношение к тому, что И. Кант связывал с понятием «вещь в себе»: вещь всегда будет «знать» о себе несколько больше, чем мы можем знать о ней.

Итак, физическая форма движения – это та исходно чистая и максимально рациональная идеальность, которая была априорным условием «включения» исторически системной формы процессуального движения как эпистемной смены состояния систем «И – М». А достижению максимальной сложности исторической формы движения соответствует достижение гуманитарной формы движения как формирования вторично чистой идеальности. Последняя – это апогей всей истории процессов – итог исторически эпистемных смен состояний систем «И – М», исходно возникших в момент Большого взрыва.

Этому апогею соответствует формирование вторично чистой идеальности как итога усложнявшейся идеальности – идеальности вторичной, «выношенной» в недрах движения систем «И – М». В них материально значимый компонент «М» был лишь средством для достижения наивысшего уровня сложности в истории процессов: истории поэтапного освобождения систем «И – М» от их исходно равноправного компонента «М». Он был лишь средством, но не целью исторически значимого движения.

Соответственно гносеологическая история миропонимания была историей борьбы двух идеологий – идеализма и материализма, крайние формы которых сопровождалась трагедиями в истории движения человеческих социумов.

Метафизически высший уровень миропонимания предельно далек от разрешения тактических, сиюминутных проблем не только в науке, но и в политике и даже в проблемах житейских, поскольку он всегда основан не на тактике, а на стратегии в любой из сфер человеческой деятельности. Например, я долго не мог понять суть дискуссии двух выдающихся мыслителей-биологов А.А. Любищева и Б.С. Кузина (Из переписки..., 1983; Проблемы систематики..., М.: Наука, 1983). Первый из них был уверен в возможности сделать биологию столь же точной и предсказуемой наукой, как физика. Второй сознавал, что это сделать принципиально невозможно. А мне остается только надеяться, что этот текст позволит понять, почему был прав Б.С. Кузин.

Чтобы перейти к общему итогу, касающемуся конечных смыслов всей истории процессов – смыслов, связанных не с физическим, количественно выразимым смыслом теории относительности А. Эйнштейна, а с теорией относительности качественной (исторической) формы движения, постараюсь максимально кратко и ясно выразить суть любого исторического движения как метафизики процесса.

Последняя максимально далека от решения прикладных, сиюминутных проблем не только в науке, но и в любой другой сфере человеческой деятельности, ибо метафизика служит гносеологической основой не тактики, а стратегии понимания – того уровня решения научных проблем, на котором основаны конечные смыслы онтологически творческой функции метафизического «Времени» и которые становятся смыслами существования каждого из нас, независимо от выбранной нами сферы деятельности.

Суть этой стратегии основана на действии эпинаучной причины «сверху вниз»: причины исторической как эписистемной формы движения систем «И – М». Эписистемность только в точных, односистемных (единосистемных) науках тождественна причине внутрисистемной (причине «снизу вверх»). Но суть всех исторических наук связана именно с эписистемной чередой (сменой) состояний систем «И – М» как многокомпонентной основы гносеологических реконструкций любого исторического

движения, кроме, может быть, максимально простого, космологического движения как исходной формы начала истории, основанной на физико-химической процессуальности. Только для нее свойственна внеисторическая универсальность («везде и всегда»), причем химические процессы уже содержат «призрак» сложности, т. е. многокомпонентности как сущностной основы эпистемного движения.

Эпистемность исторической формы движения заканчивается максимально сложной структурированностью системы «И – М», суть которой – приближение к монополии вторично значимой чистой идеальности («И₂»), а материальный компонент («М») превращается лишь в средство для завершения всего исторически значимого движения, что соответствует возвращению исходно творческой идеальности метафизического «Времени» в трансцендентную Вечность.

Суть известной дискуссии двух нобелевских лауреатов А. Эйнштейна и А. Бергсона (http://pages.bspu.by/obschi_xxi.source/1017.html) касалась как раз двух форм миропонимания: физического и исторического. Если первый из них имел в виду только физическую форму движения, где относительность имеет количественно выразимый, т. е. сугубо идеальный смысл, то второй имел в виду исторически значимую форму движения, где относительность имеет смысл качественно значимой формы движения как дискретной последовательности в смене состояний систем «И – М».

В этой связи можно говорить о трех этапах в эволюции исходно трансцендентной (чистой) идеальности, активность которой в нашем посюстороннем (процессуальном) мире представлена идеальностью, как функции активности трех этапов метафизического «Времени».

1 – этап универсально чистой идеальности представлен однородно полевой (континуальной) напряженностью, соответствующей монотонности физической формы движения (наследия чисто трансцендентной идеальности).

2 – этап процессуально структурированный: основа исторически значимой (усложнявшейся) смены состояний систем «И₁ – М», характеризующихся общей тенденцией к пространственно-временной локализации.

3 – завершающий этап истории: формирование наиболее сложных (максимально многокомпонентных) и уникальных (локальных в пространстве-времени) процессов, которые максимально насыщены вторично идеальным компонентом (И₂), «вызревшим» в недрах исторически усложнявшихся смен состояний систем «И – М».

Метафизически общая схема трех этапов движения выглядит так: «И₁ → (И₁ – М) → (И₁ – М → И₂)». Она читается следующим образом: от исходно трансцендентной идеальности (И₁), разрядки напряженности которой вели к многообразию феноменально (материально) явленных систем (И₁ → М), а в их исторических недрах вызревала вторично чистая идеальность (И₂).

Категория «вторично чистая идеальность» подразумевает всю исторически значимую структурируемость метафизической категории «Время»: 1 – исторически исходный, рациональный, физико-математический аспект категории «Время» как фундамент всей истории процессуальности (но не ее самой): основа теории относительности А. Эйнштейна; 2 – историко-системный, качественный аспект «Времени», представляющий своего рода все более дробные, системные «осколки» исходно объединенного, универсального «Времени»: основа относительности исторически значимого движения систем «И – М»; 3 – аспект эписисторического «Времени» как его уже гносеологический аспект по достижению наиболее сложного процессуального уровня не только рефлексии, но и саморефлексии: уровня осознания себя как исторически конечной функции по завершению (замыканию) исторически исходной, творческой функции метафизического «Времени»: вернуть его в исходную, трансцендентную Вечность как чистую идеальность.

Второй и третий аспекты категории «Время» предполагают уже относительность качественно значимой формы движения, сложность которой, очевидно, интуитивно осознал, но не смог выразить А. Бергсон в его дискуссии с А. Эйнштейном. Он, с одной стороны, восхищался логикой создателя теории относительности количественно значимой (физико-математической) формы движения – относительностью рационально выразимой формы движения, но вместе с тем в его возражениях явно чувствуется неудовлетворенность этой теорией. Сам А. Бергсон был очень близок к обоснованию эписистемной сущности относительности исторической формы движения систем. Ему оставалось совсем немного: ввести для ясности два сущностно категориальных термина. Во-первых, сам термин «эписистемность», выражающий творческую функцию метафизического «Времени» – сущность, которую он уже ясно осознал, а во-вторых, термин «вторичная идеальность» – категория, связанная с иррациональной причиной «сверху вниз», что вряд ли тогда приветствовалось бы на фоне рационального и вполне заслуженного триумфа А. Эйнштейна.

По-видимому, только этих двух, метафизически значимых сущностей не хватило А. Бергсону для того, чтобы сформулировать (обосновать) сущность принципиально другой формы относительности: относительности не количественно, а качественно выразимой (как системной) формы движения.

Иначе говоря, в исторически системной форме процессуальности двигаются не абстрактные (чисто идеальные) сущности («точки») как в физике, а происходит поэтапная (качественно значимая) смена состояний систем «И – М». А наивысший, заключительный итог исторически качественной формы движения – это достижение того уровня максимальной сложности движения систем «И₁ – М», результатом которого становится достижение (появление) вторично чистой идеальности (И₂) как эписистемного (а значит,

и эпиматериального) итога всей длительной истории качественно значимой процессуальности: формирование человеческой Личности (аналога достижения скорости света в физике – сущности количественно выразимой).

Личность соответствует чисто идеальной форме терминала истории, т. е. терминалу качественно значимого процесса, осознавшему себя как творчески идеальную сущность: «Нет, весь я не умру». Это и есть осознание конечного, вторично чистого идеального смысла (I_2) конца истории, что соответствует возвращению метафизического «Времени» в исходную Вечность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергсон А.* 1999. Творческая эволюция. Материя и память. Мн.: Харвест. 1408 с.
- Заварзин Г.А.* 2010. Логика биологии и современное мировоззрение // Науки о жизни и современная философия. М.: Канон. С. 302–317.
- Из переписки Б.С. Кузина и А.А. Любичева (1943–1950). 1983 // Природа. № 6. С. 77–87.
- Кант И.* 1994. Сочинения. В 8-ми томах. Т. 3. М.: Чоро. 741 с.
- Лазарев С.С.* 2013. Принцип хаэссейтас Г.А. Заварзина: основа понимания биологической эволюции как части метафизики («теории») процесса. М.: ПИН РАН. С. 311–339.
- Лазарев С.С.* 2014. Метафизика процесса и понятие «время» в стратиграфии // *Lethaea rossica*. Т. 9. С. 49–67.
- Лазарев С.С.* 2015. Метафизические комментарии к докладу Ю.В. Чайковского «В каком времени может идти биологическая эволюция?» // *Lethaea rossica*. Т. 10. С. 36–48.
- Лосев А.Ф.* 1970. Природа у Гераклита // Природа. № 6. С. 44–49.
- Проблемы систематики и классификации в переписке А.А. Любичева и Б.С. Кузина. 1983 // Теория и методология биологической классификации. М.: Наука. С. 141–168.
- Стёпин В.С.* 1986. О прогностической природе философского знания // *Вопр. философии*. № 4. С. 39–53.

Epigenesis as teleological (irrational) basis of biological evolution: the reason «top-down»

S.S. Lazarev

The historical (=qualitative) form of movement corresponds to a series in the step-by-step epistemological change of integral “ideal-material” systems as various-scaled form of the movement in time and space. This movement is characterized by the action of irrational reason “from up to the bottom”, i.e. the reason of increasing of general complexity (multi-unity) in a general history of procedure and bases of theory of relativity of the qualitative-significant form of the movement. Its outcome is a formation of maximum complicated process (human personality), realizing itself as gnosiologically creative personality by the end of the entire history, which have been started by the ontological activity of metaphysical “Time”.

Научное издание

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии:
устойчивость и вариабельность

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2015 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова

Обложка: А.А. Ермаков

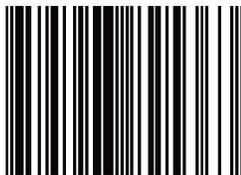
Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»
и научно-образовательного центра
Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
(руководитель А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 18 декабря 2015 г.
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 20. Усл. п. л. 22. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 116

ISBN 978-5-903825-36-3



9 785903 825363