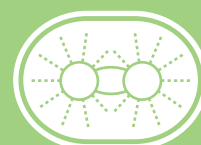




ОНТОГЕНЕЗ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 55, номер 1, 2024

ТОЧКА ЗРЕНИЯ

ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

А. К. Дондуа, Е. Л. Гоноблева

3

ОРИГИНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

ОСОБЕННОСТИ И ПОТЕНЦИАЛ РОСТА СИНЕГО КРАБА PARALITHODES PLATYPUS В
ЯПОНСКОМ МОРЕ

Д. В. Артеменков, О. Ю. Борилко, А. Н. Деминов, Д. О. Сологуб

17

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

ОТ РЕГЕНЕРАЦИИ К ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОСОФИИ: РАБОТЫ ПРОФЕССОРА
ГАЛИНЫ ПАВЛОВНЫ КОРОТКОВОЙ (1924 - 2009), К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

А. В. Ересковский, И. Ю. Долматов

27

CONTENTS

Vol. 55, No. 1, 2024

POINT OF VIEW

ABLASTICA - METAZOA WITHOUT GERM LAYERS

A. K. Dondua, E. L. Gonobobleva

3

RESEARCH PAPERS

GROWTH CHARACTERISTICS AND GROWTH POTENTIAL OF THE BLUE KING CRAB
PARALITHODES PLATYPUS IN THE SEA OF JAPAN

D. V. Artemenkov, O. Yu. Borilko, A. N. Deminov, D. O. Sologub

17

HISTORY OF DEVELOPMENTAL BIOLOGY

FROM REGENERATION TO THE EVOLUTION OF DEVELOPMENT AND PHILOSOPHY: THE
WORK OF PROFESSOR GALINA KOROTKOVA (1924–2009), ON THE 100TH ANNIVERSARY OF
HER BIRTH

A. V. Ereskovsky, I. Yu. Dolmatov

27

ТОЧКА
ЗРЕНИЯ

УДК 573

А.К. ДОНДУА, Е.Л. ГОНОБОБЛЕВА
«ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ»

Статья «ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ» написана профессором кафедры эмбриологии Санкт-Петербургского государственного университета А.К. Дондуа в соавторстве с Е.Л. Гонобоблевой (его ученицей и коллегой). А.К. Дондуа ушёл из жизни 04.11.2021 г., и текст статьи был доработан Е.Л. Гонобоблевой. Идеи об уникальности эмбриогенеза губок высказывались Арчилом Карпезовичем и раньше (см. цитированные в статье работы Ereskovky, Dondua, 2006; Dondua, Kostyuchenko, 2013), а в феврале 2019 года А.К. Дондуа сделал доклад «Ablastica – Metazoa, не имеющие зародышевых листков» на семинаре по эволюционной и молекулярной биологии Санкт-Петербургского научного центра РАН. Однако его идея о выделении группы Ablastica никогда не публиковалась в виде статьи. Необычный формат этой статьи обсуждался членами редколлегии журнала, и, в итоге, было принято решение максимально сохранить творческий вклад в этот текст А.К. Дондуа. Мы можем только подтвердить, что проблема наличия у Porifera гастрюляции и зародышевых листков, а также гомологии между типами клеток Porifera и Metazoa, до сих пор не утратила актуальность. Как сторонники, так и противники «зародышевых листков у губок» приводят весомые аргументы в пользу своих точек зрения (например, Adamska, 2016; Colgren, Nichols, 2020; Steinmetz, 2019; Nájera, Weijer, 2023, цитируемые в статье). Решение этой проблемы имеет непосредственное отношение к реконструкции происхождения и филогении Metazoa, то есть к основным задачам эволюционной биологии развития.

ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

© 2024 г. А. К. Дондуа, Е. Л. Гонобоблева*

Биологический факультет, кафедра эмбриологии, Санкт-Петербургский государственный университет, Менделеевская линия, д. 5, 199034 Россия

**e-mail: gonobol@mail.ru*

Теория зародышевых листков – фундаментальное обобщение сравнительной и эволюционной эмбриологии, подкрепленное данными современных исследований развития на молекулярном уровне. Она подразумевает гомологию зародышевых листков у всех многоклеточных животных, а также происхождение гомологичных структур Metazoa из одних и тех же зародышевых листков. Теория зародышевых листков считается одним из доказательств единства происхождения всех Многоклеточных животных. Одна из нерешенных и широко обсуждаемых проблем в рамках данной теории – наличие зародышевых листков у губок (тип Porifera), одной из древнейших групп Metazoa. В настоящей статье мы обосновываем точку зрения о том, что среди Metazoa, кроме Diploblastica и Triploblastica, имеется третья группа животных, которую мы предлагаем называть Ablastica. Именно эту группу и составляют губки, у которых отсутствуют зародышевые листки.

Ключевые слова: происхождение Metazoa, губки, Porifera, эмбриогенез, зародышевые листки, Ablastica, Diploblastica, Triploblastica.

DOI: 10.31857/S0475145024010012, **EDN:** MFLOXE

ВВЕДЕНИЕ

При построении филогенетических систем животных зоологи издавна используют разнообразные характеристики индивидуального развития, присутствующие представителям различных таксонов. Уже в первом филогенетическом древе, предложенном в 1866 году Эрнстом Геккелем (Haeckel, 1866), для

выделения разных ветвей Позвоночных животных используются такие эмбриологические понятия как Amniota и Anamnia. Позднее появляется разделение животных на Protostomia, т.е. животных, у которых ротовое отверстие формируется в области бластопора, и Deuterostomia, для которых характерна закладка ротового отверстия независимо от локализа-

ции бластопора. К этому же «эмбриологическому» ряду можно отнести такие группы, как *Diploblastica* и *Triploblastica* (Иванова-Казас, 1995). В этом случае исследователи опираются на данные о наличии и числе зародышевых листков.

Начало разработки теории зародышевых листков восходит к давним исследованиям раннего развития птиц, выполненным Каспаром Фридрихом Вольфом, который, в частности, доказал образование трубчатой структуры кишки из пласта клеток (Wolff, 1766, 1768).

В 1817 году Х. Пандер защищает диссертацию о развитии зародыша курицы, в которой показывает, что зародыш довольно рано подразделяется на три слоя или пластинки: внутреннюю слизистую, наружную серозную и несколько позже – среднюю сосудистую. Это описание послужило прологом к открытию зародышевых листков (Pander, 1817). Уже спустя несколько лет М. Ратке находит аналоги пандеровских листков в эмбриогенезе рака (Rathke, 1825).

В 1828 году К. Бэр публикует объемистую и наполненную фактическим материалом «Историю развития животных», в которой он показал, что пандеровские зародышевые листки имеются у всех позвоночных. К. Бэр различал два зародышевых листка – анимальный и вегетативный, при этом первый подразделялся им на кожный и мускульный, а второй на сосудистый и слизистый (Baer, 1828). Согласно современной номенклатуре, кожный листок К. Бэра соответствует эктодерме, мускульный и сосудистый – соответственно париетальному и висцеральному листкам мезодермы, а слизистый – энтодерме.

Следует напомнить, что принятые в настоящее время для наименования зародышевых листков термины (эктодерма, энтодерма) первоначально использовались для обозначения структур взрослых животных. При этом подчеркивалось сходство между слоями взрослого организма кишечнорастворимых (по современной номенклатуре – тип *Cnidaria*) и зародышевыми листками эмбрионов. После работ Дж. Олмана стало понятно, что описанные листки имеют клеточную структуру (Huxley, 1849; Allman, 1853; Calder, 2015).

Во второй половине 19-го столетия трудами А. О. Ковалевского (Kowalevsky, 1871), И. И. Мечникова (Metschnikoff, 1880) и многих других было доказано, что зародышевые листки присущи всем беспозвоночным животным. Провозглашая идею единства происхождения Многоклеточных, А. О. Ковалевский постулировал гомологию зародышевых листков у представителей всех групп животных. В эти же годы осознается реальность существования и специфичности листков, в результате которой у животных, занимающих различные ступени эволюции, имеется вполне определенный сходный круг производных, характерных для каждого из трех листков – эктодермы, мезодермы и энтодермы.

Универсальность зародышевых листков стала очевидной, когда выяснилось, что обязательным элементом раннего онтогенеза многоклеточных животных является процесс гастрულიзации, в течение которой возникает первичная дифференциация частей зародыша и образуются два (*Diploblastica*) или три зародышевых листка (*Triploblastica*).

Центральным положением теории зародышевых листков служило утверждение об их универсальности и гомологии у *всех* многоклеточных. По мнению таких выдающихся знатоков, как эмбриолог П. Г. Светлов, только теория зародышевых листков «... создала сравнительную эмбриологию, как науку» (Светлов, 1963).

Теория зародышевых листков, несмотря на ряд исключений, является одной из основополагающих в современной эволюционной биологии развития (Hall, 1998; Richardson, 2021). Происхождение разных типов клеток в эмбриогенезе имеет решающее значение не только для фундаментальной науки, но и для прикладных исследований в области регенеративной медицины (Edgar et al, 2014). Классификация различных типов клеток дефинитивных организмов основана на их принадлежности к определённым анатомическим и онтогенетическим компартментам. Это обусловлено тем, что клетки взрослого организма имеют «онтогенетический импринт», то есть набор специфических для данного типа клеток цитологических и молекулярных характеристик, определяемых происхождением в эмбриогенезе (Hutchins et al, 2017).

Транскриптомный анализ различных типов клеток небилатеральных и билатеральных беспозвоночных и позвоночных животных демонстрирует, что они группируются в сходные «семейства клеток», характеризующиеся рядом консервативных молекулярных компонентов. У ряда модельных объектов показано, что объединение дефинитивных типов клеток в транскриптомные семейства согласуется с их происхождением из определённого зародышевого листка (Tarashansky et al, 2021). Таким образом, основное положение теории зародышевых листков о разделении зародышей животных на наружный и внутренний слой клеток, имеющих определённый и одинаковый у всех круг производных, подтверждается и на молекулярном уровне.

Принято считать, что современные многоклеточные животные представлены двумя группами: животные одной группы (*Triploblastica*) имеют три зародышевых листка, тогда как представители другой группы (*Diploblastica*), эволюционно более древние, имеют более примитивную организацию и состоят из производных двух зародышевых листков: эктодермы и энтодермы. При этом в группу *Diploblastica* некоторые исследователи относят тип *Porifera* (например: Иванова-Казас, 1975; Efremova, 1997; Nielsen, 2001; Adamska, 2016). Другие исследователи придерживаются иного мнения, полагая что у Губок зародышевые листки отсутствуют (например: Короткова, 1981б;

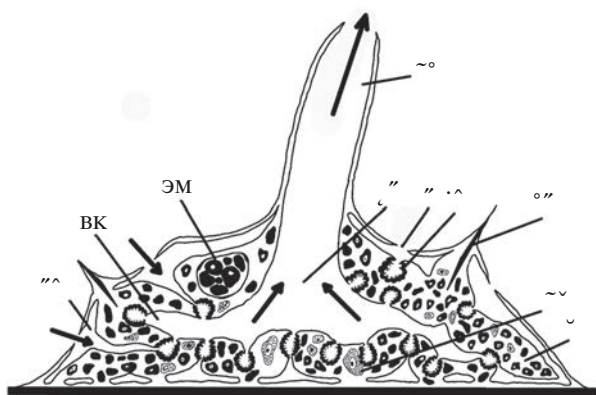


Рис. 1. Схема однооскулюмной губки, по Weissenfels, 1989, с изменениями.

ап – атриальная полость, вк – выносящий канал водоносной системы, м – мезохил, ос – оскулум, оц – ооцит, п – пора, пк – приносящий канал водоносной системы, сп – спикула, хк – хоаноцитная камера, эм – эмбрион. Стрелками указано направление потока воды через тело губки.

Малахов, 2003; Ereskovsky, Dondua, 2006; Dondua, Kostyuchenko, 2013; Nakanishi et al, 2014; Nájera, Weijer, 2023). Заметим, что признание наличия у Губок двух зародышевых листков, гомологичных таковым у других многоклеточных животных, не решило теоретических противоречий, обусловленных своеобразием их эмбриогенеза и организации, и привело к выделению Губок в особую группу *Enantiozoa* – животные, вывернутые наизнанку (термин предложен Деляжем (Delage, 1892) и в современной биологии развития не употребляется).

Своеобразие плана строения губок и отсутствие морфологической и функциональной гомологии между губками и другими многоклеточными имеет принципиальное значение для понимания становления механизмов индивидуального развития в эволюции (Ereskovsky, Dondua, 2006; Dondua, Kostyuchenko, 2013).

Мы предприняли анализ данных о функциональной анатомии, клеточных компартментах и их происхождении в онтогенезе, и об особенностях эмбриогенеза у Губок. Оценивая строение и развитие Губок в рамках теории зародышевых листков, мы предлагаем выделить Губок в группу *Ablastica* – животные, лишённые зародышевых листков.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ PORIFERA

Губки являются прикреплёнными животными – фильтраторами. План строения и функционирования Губок уникален среди многоклеточных животных. Вода проникает в тело животного через множество пор (остий) на поверхности тела, проходит по водоносной системе и выводится из тела через оскулярную трубку (оскулум). Направленный поток воды обеспечивается работой жгутиков особых воротничковых клеток – хоаноцитов. Водоносная си-

стема, хотя и различается по ряду конструктивных особенностей, у всех губок образована совокупностью приводящих и отводящих каналов, хоаноцитных камер и атриальной полостью, из которой вода попадает в оскулум. Водоносная система и покровы губок образованы пограничными однослойными эпителиями, а в пространстве между ними – мезохиле, расположен органический и/или минеральный скелет и присутствуют различные типы амёбоидных клеток. В мезохиле осуществляется процесс гаметогенеза, а у живородящих видов, которые составляют подавляющее большинство, и эмбриональное развитие (рис. 1).

Взрослые губки характеризуются самой разнообразной формой тела, обусловленной и систематическим положением особи, и условиями окружающей среды. Многие виды губок находятся в состоянии хронического морфогенеза, их форма и размер постоянно изменяются (Schönberg, 2021). Большинство видов губок, входящих в класс *Demospongiae* (Обыкновенные губки), асимметричны. У представителей классов *Calcarea* (Известковые губки) и *Hexactenillidae* (Стеклянные губки) можно усмотреть более или менее выраженные признаки радиальной симметрии неопределённого порядка (Беклемишев, 1964; Manuel, 2009). Единственной осью полярности у взрослых животных принято считать апикобазальную ось (Manuel, 2009). Однако, как замечал специалист в области эволюционной морфологии Ю. В. Мамкаев (устное сообщение), эта полярность у большинства губок не совпадает ни с морфологическими структурами, ни с направлением каких-либо физиологических процессов.

Таков в общих чертах план строения и функционирования большинства представителей типа *Porifera*, насчитывающих по последним данным более 9000 видов (WPD, 2023; Godefroy et al, 2019). В классе *Demospongiae* есть более сотни видов, обитающих в олиготрофных условиях, которым свойственен макрофагальный способ питания. Это так называемые «хищные губки (*carnivorous sponges*)». У них полностью или частично редуцирована водоносная система, тело их состоит из мезохила (где находятся различные типы клеток, спикулы скелета и протекают процессы гамето- и эмбриогенеза), покрытого экзопинакодермой (Vacelet, Duport, 2004; Riesgo et al, 2007; Lee et al, 2012).

Губки, как и все многоклеточные животные, являются гетеротрофами, осуществляют газообмен, у некоторых видов описана более или менее выраженная сократительная активность, губки способны перемещаться, у них наблюдаются защитные реакции организма на воздействие чужеродных агентов. И, вместе с этим, у Губок отсутствуют обособленные пищеварительная, дыхательная, нервная, мышечная и иммунная системы органов (Simpson, 1984; Leys, Hill, 2012).

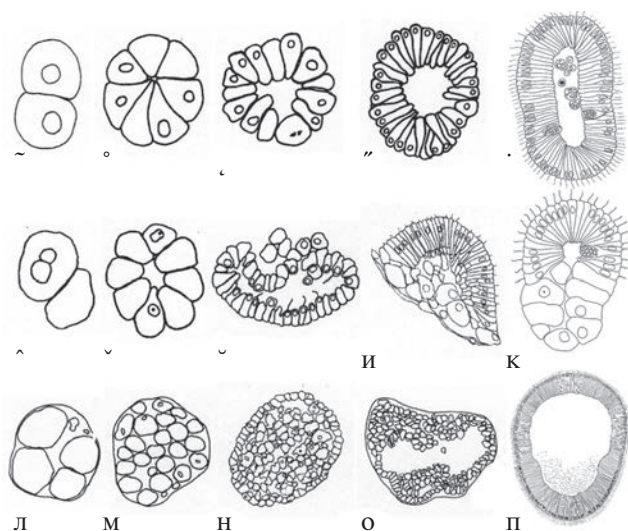


Рис. 2. Эмбриональное развитие однослойных (бластульных) личинок губок.

а-д – эмбриональное развитие известковой губки *Ascandra minchini* (Calcarea, Calcinea) и личинка – кальцибластула *Leucosolenia (?) laxa* (Calcarea, Calcinea) (по материалам статей: Вогојевић, 1969; Amano, Hori, 1993. Рисунки а-г из: Гонобоблева, 2009). Полное равномерное дробление (а, б) завершается формированием однослойной целобластулы (в, г). Радиальные плоскости делений клеток зародыша сохраняются до конца эмбриогенеза, что приводит к формированию однослойной личинки (д). В полости личинки присутствуют гранулярные амёбоциты материнского происхождения. В задней полусфере, среди жгутиковых клеток, локализованы предположительно светочувствительные клетки (д).

е-к – эмбриональное развитие и личинка – амфибластула известковой губки *Sycon* sp (Calcarea, Calcaronea) (по материалам статей: Franzen, 1988; Amano, Hori, 2001; рисунки е-и из: Гонобоблева, 2009). Полное дробление приводит к формированию ~ 64 кл. целобластулы (ж). Радиальные плоскости делений и процессы дифференцировки приводят к формированию стомобластулы (з). Передний полюс стомобластулы образован ресничными клетками, апикальная часть которых обращена в полость зародыша, а задний полюс состоит из крупных зернистых клеток. После выворачивания (экскурвации) стомобластулы образуется личинка – амфибластула (и, к).

л-п – эмбриональное развитие и личинка – цинктобластула *Oscarellatuberculata* (Homoscleromorpha) (по материалам статей: Ereskovsky, Boury-Esnault, 2002; Boury-Esnault et al, 2003; рисунки л-о из: Гонобоблева, 2009). Полное, не вполне равномерное, анархическое дробление (л) приводит к формированию морулы (м). В результате эпителизации, охватывающей все клетки зародыша (н, о), формируется однослойная личинка – цинктобластула. В полости личинки находятся симбиотические бактерии (п).

Для Губок характерно внутриклеточное пищеварение. В пищеварении принимают участие хоаноциты, пинакоциты, включая экзопинакоциты, и клетки мезохила (обзоры: Simpson, 1984; Maldonado et al, 2012). У хищных губок (Demospongiae, Cladorhizidae) пищеварение осуществляется исключительно клетками мезохила (Vacelet, Duport, 2004; Godefroy et al, 2019). Исследователи подчёркивают, что пищеварительная полость у них не образуется, а наблюдается фагоцитарная активность отдельных клеток: «The phagocytic cells act independently «in their own interest» completely without relying on the organism's macro scale digestive cavity or specialized glands» Godefroy et al, 2019, p. 4).

При сравнительном рассмотрении анатомии и физиологии губок и других животных вопрос о пищеварении и о наличии у Губок гомолога гастральной полости и пищеварительной системы имеет принципиальное значение.

В исследовательских статьях и обзорах, опубликованных М. Адамска с коллегами, утверждается, что функциональные и морфологические соображения подтверждают «классические представления» о гомологии плана строения губок и Книдарий (в частности, о гомологии хоанодермы губок и энтодермы Книдарий и Билатерий) (Leininger et al, 2014; Fortunato et al, 2015; Adamska, 2016). Нельзя не заметить, что, это утверждение противоречит представлению классика сравнительной анатомии В. Н. Беклемишева, согласно которому «Губки... обособленного пищеварительного органа не имеют, а потому о пищеварительном аппарате губок, в настоящем смысле слова, говорить не приходится. ... У губок существует ирригационный аппарат – сложная система каналов, выстланных пинакоцитами и приводящих воду и пищу к жгутиковым камерам и отводящих воду от этих камер. Однако жгутиковые камеры – не кишечник и не части кишечника, и весь ирригационный аппарат не гомологичен никаким частям пищеварительного аппарата других животных. Это образование sui generis, свойственное одним губкам»... В пищеварительном аппарате губок «центральное звено – кишечник – отсутствует» (Беклемишев, 1964).

Вывод об отсутствии зародышевых листков у губок вытекает в том числе из современного анализа эволюции пищеварительной системы животных (см., например, обзор Steinmetz, 2019). Кишечная полость (гастроцель), представляющая собой полость эпителиального мешка, открывающегося наружу ротовым отверстием и имеющего в своём составе экзокринные клетки, – впервые появляется у Cnidaria. Это событие представляет собой фундаментальное свершение эволюции животных. Поляризация примитивного пищеварительного мешка, его превращение в трубчатую структуру, начинающуюся ротовым отверстием, и заканчивающуюся анальным, во многом предопределила эволюцию животных, в ходе которой возникло более 30 типов Metazoa.

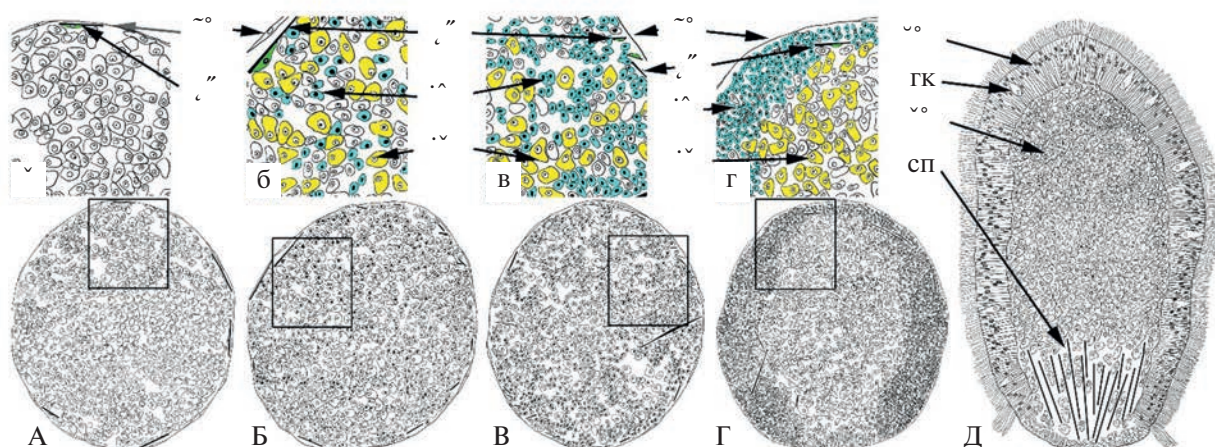


Рис. 3. А-Д: Эмбриональное развитие и личинка – паренхимула *Adocia cinerea* (Demospongiae, Haplosclerida) (по материалам статьи Meewi, 1941). а-г: дифференцировка и сортировка клеток зародыша на примере отдельных типов клеток.

Полное, неравномерное и неупорядоченное дробление приводит к формированию морулы. На стадии ~ 2000-4000 клеток начинается дифференцировка клеток зародыша (А). На поверхности морулы, состоящей из морфологически однородных клеток, появляются склеробласты, образующие личиночные спикеры. Б - асимметричное деление клеток морулы приводит к появлению двух типов клеток – мелкие и крупные амёбидные клетки (микроммеры (ми) и макроммеры (ма), согласно номенклатуре Генриетты Меви). В – начало сортировки клеток: мелкие клетки (ми) мигрируют на периферию, а крупные (ма) к центру зародыша. Склеробласты со спикерами также перемещаются внутрь зародыша. Г – стадия предличинки. Мелкие клетки сплотились на поверхности и постепенно формируют жгутиковый эпителий, появляется морфологически выраженная переднезадняя полярность. Е – личинка-паренхимула. Условные обозначения: ак – внутренние амёбидные клетки личинки, гк – глобулярные клетки, жк – наружные жгутиковые клетки, ма – макроммеры, жёлтый цвет, ми – микроммеры, голубой цвет, сц – склероциты, зелёный цвет, сп – спикеры, эк – эмбриональная капсула.

Итак, анализ анатомии, клеточного состава и физиологии Губок показывает, что их план строения не гомологичен таковым у других многоклеточных животных, а гастральная (пищеварительная) полость отсутствует (Малахов, 1990; Brusca, Brusca, 2003; Вестхайде, Ригер, 2008).

КЛЕТЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДЕФИНИТИВНЫХ ГУБОК В КОНТЕКСТЕ ТЕОРИИ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Основываясь на данных функциональной морфологии у дефинитивных губок, традиционно выделяют три анатомических компартамента: покровы, состоящие из экзо- и базопинакоцитов; водоносная система, состоящая преимущественно из хоаноцитов и эндопинакоцитов, и мезохил. Полная информация о типах клеток и их функции в составе различных анатомических компарментов у представлена в обзорах (Simpson, 1984; Leys, Hill, 2012). Отметим, что характерной чертой тканевой и клеточной организации губок является пластичность, способность клеток к трансдифференцировкам, и многофункциональность, особенно ярко проявляющиеся при раз-

личных восстановительных морфогенезах (Короткова, 1981a; Короткова, 1997, Ereskovsky et al, 2021).

Бурно развивающиеся в последние годы транскриптомные технологии и методы биоинформатики позволяют оценивать функции отдельных клеток и выявлять переходные клеточные типы. Это имеет принципиальное значение для исследования Губок, так как изменчивость организации и присутствие в теле переходных типов клеток с самой различной локализацией не позволяли адекватно оценить особенности их функционирования описательными методами. В последние годы были опубликованы две работы, в которых доложены результаты анализа транскриптома нескольких тысяч клеток двух видов губок – *Amphimedon queenslandica* (Demospongiae, Haplosclerida) и *Spongilla lacustris* (Demospongiae, Spongillida) (Sebé-Pedrós et al, 2018; Musser et al, 2021).

Анализ транскриптома, отражающий вероятную функцию дефинитивных клеток, позволил выделить три «семейства» клеток у *A. queenslandica* и четыре «семейства» клеток у *S. lacustris* (авторы выделяют отдельную группу специализированных амёбоцитов). Данные, полученные на этих двух видах, согласуются между собой, и мы приведём перечень «транс-

криптомных семейств» клеток у пресноводной губки *S. lacustris*, для которой опубликована более полная информация (Musser et al, 2021; Таблица 1).

Эндимоциты включают все типы пинакоцитов, склерофорциты и коллаген-синтезирующие лофоциты; функции этого клеточного семейства – сократительная, фото и механорецепция, формирование скелета, метаболизм глюкозы и формирование активных форм кислорода в защитных целях.

Семейство пептидоцитов включает хоаноциты и клетки мезохила, выполняющие преимущественно пищеварительную и сократительную функции.

Семейство археоцитов включает стволовые мультипотентные ядрышковые амёбоциты, склероциты, секретирующие спикулы минерального скелета, и мезоциты, функция которых не понятна.

Специализированные гранулярные амёбоциты и центральные клетки хоаноцитных камер объединяются в четвёртое семейство амёбоидных и нейрно-подобных клеток (*amoeboid-neuroid family*), транскриптом которого свидетельствует об участии этих клеток в иммунных реакциях организма. Центральные клетки задействованы в межклеточной коммуникации и очистке хоаноцитных камер от бактерий и дегрива.

Всего у *S. lacustris* выделены 18 типов клеток, транскриптом некоторых из них не позволил определить принадлежность к одному из перечисленных выше семейств, что вероятнее всего свидетельствует о переходном статусе этих клеток.

Примечательны данные о «транскриптомных» типах клеток у паренхимальных личинок *A. queenslandica*. У них выделены 7 типов клеток, при чём все они, за исключением археоцитов, имеют очень мало общего с типами клеток дефинитивной губки (Sebé-Pedrós et al, 2018).

Сводные данные о функциях различных типов дефинитивных клеток, полученные описательными методами и с использованием транскриптомных технологий, а также о их принадлежности к анатомическим компартментам и «транскриптомным семействам», приведены в первых четырёх столбцах Таблицы 1. Оказывается, что анатомические компартменты не тождественны «транскриптомным семействам» клеток у исследованных видов губок.

Эти факты полностью подтверждают и дополняют уже ставшие классическими представления о мультифункциональности клеток у Губок и свидетельствуют о пластичности их клеточной и тканевой организации. Соматические клетки дефинитивных губок могут переходить из одного анатомического компартмента в другой, изменяя статус своей дифференцировки и функцию. Один из основных типов дифференцированных соматических клеток – хоаноциты, являются одновременно и мультипотентными стволовыми клетками, и, наряду с археоцитами, способны трансдифференцироваться как в различные типы соматических клеток, так и в половые (Funayama, 2013).

Заметим, что ни пищеварительная, ни сократительная, ни барьерная функции не приурочены к клеткам какой-то одной категории, ни к определённом анатомическому или транскриптомному компартменту (Simpson, 1984; Leys and Hill, 2012; Maldonado et al, 2012; Nakanishi et al, 2014).

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ГУБОК В КОНТЕКСТЕ ТЕОРИИ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Для подавляющего большинства губок характерен двухфазный жизненный цикл. Эмбриогенез завершается формированием плавающей личинки, которая оседает на субстрат и превращается в дефинитивный организм. Дробление яйца Губок, как и у всех многоклеточных, завершается образованием бластулы. Это может быть полая однослойная целобластула или морула. На последующих этапах эмбриогенеза происходит преобразование бластулы в личинку. Разнообразие эмбриональных морфогенезов и плавающих личинок у Губок описано в серии обзоров (например: Borojevic, 1970; Короткова, 1981б; Maldonado, Bergquist, 2002; Ereskovsky, Dondua, 2006; Leys, Ereskovsky, 2006; Ereskovsky, 2010). В отличие от Стрекающих (Cnidaria), у которых также наблюдается большое многообразие эмбриональных морфогенезов, завершающихся образованием планулы, т.е. эквивинальных (Kraus, Markov, 2017), у Губок имеет место дифинальность эмбриогенезов: у них может формироваться два типа личинок: однослойные («бластульные») или двуслойные – паренхимульные (рис. 2, 3).

«Бластульные» личинки губок состоят из одного слоя клеток, окружающего внутреннюю полость. Такое строение имеют кальцибластулы Известковых губок подкласса Calcinea, амфибластулы Известковых губок подкласса Calcaronea и цинктобластулы губок класса Homoscleromorpha (рис. 2д, к, п). Все три перечисленные однослойные личинки формируются в ходе различных типов эмбриогенезов (рис. 2). Существование однослойных личинок у Губок убедительно свидетельствует об отсутствии зародышевых листков у этих животных. Попытки гомологизировать процессы эмбриогенеза таких губок и других многоклеточных сталкиваются с непреодолимыми трудностями: приходится допускать, что гастрюляция или происходит в период метаморфоза, или что различные участки единственного слоя личинки являются аналогами зародышевых листков.

Формирование личинок паренхимульного типа происходит у большинства Обыкновенных губок (класс Demospongiae) и у исследованных в настоящее время Стекланных губок (класс Hexactinellida). Паренхимульные личинки, состоящие из наружного слоя клеток и внутренней клеточной массы, образуются в результате преобразования морулы или целобластулы. У большинства Обыкновенных губок,

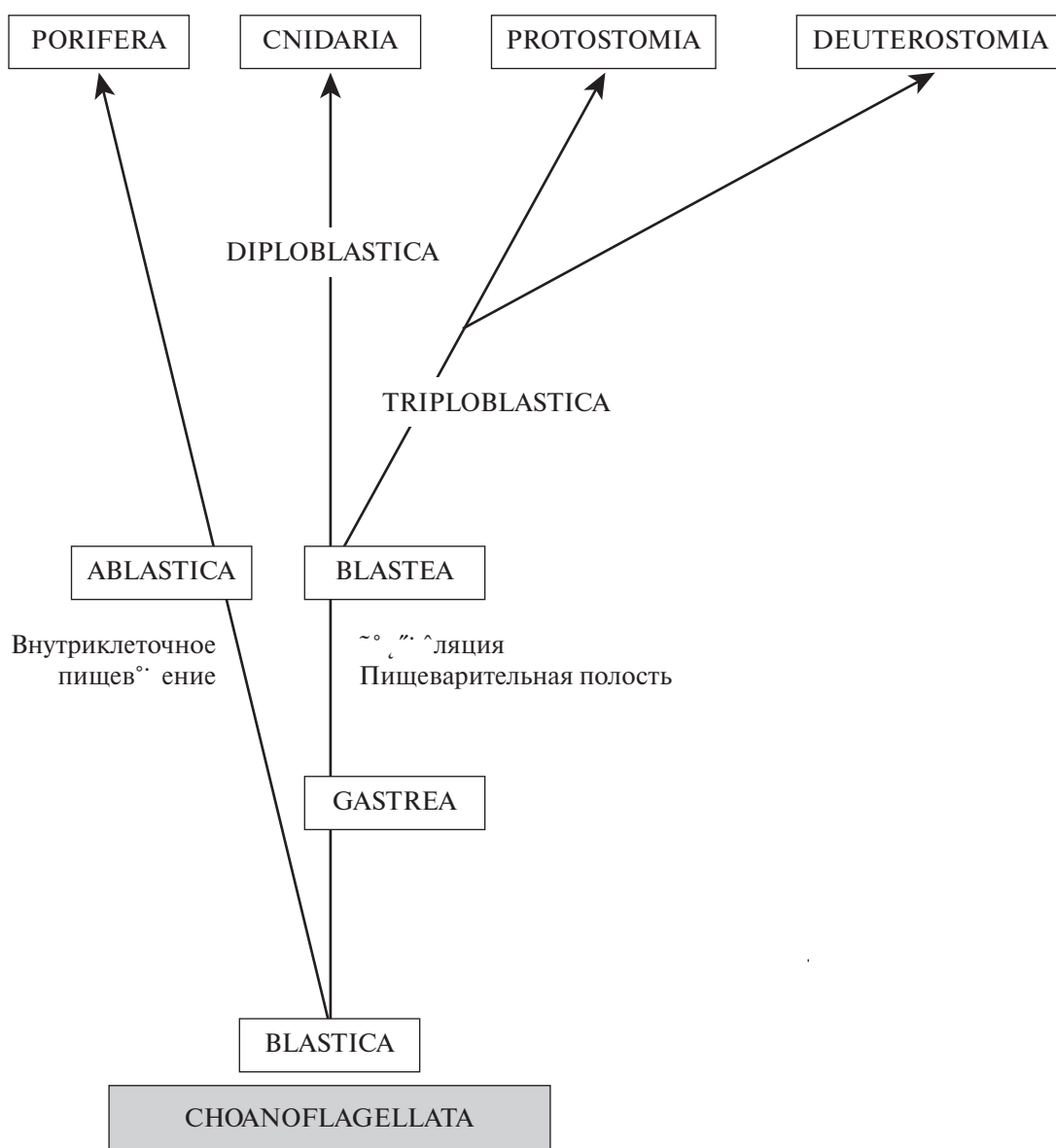


Рис.4. Кладограмма, отражающая отношения между первичными Metazoa показывает существование двух групп, которые мы назвали Ablastica и Blastica. Онтогенез Ablastica характеризуется отсутствием гастронии, зародышевых листков и пищеварительной полости. Blastica – линия, в которой появляются зародышевые листки (эктодерма и энтодерма у Diploblastica, или эктодерма, энтодерма и мезодерма у Triploblastica). Пищеварение осуществляется в кишечнике, сформированном из внутреннего зародышевого листка – энтодермы.

в том числе у модельного объекта биологии развития *Amphimedon queenslandica* (Demospongiae, Haplosclerida), дробление завершается образованием многоклеточной морулы. На стадии около 2000 клеток начинаются процессы цитодифференцировки, постепенно приводящие к формированию паренхимальной личинки. Исследования этого этапа эмбрионального развития обнаружили замечательные особенности (рис. 3). Описание развития нескольких видов губок класса Demospongiae показало, что дифференцировка клеток морулы не связана с окончательной локализацией этих клеток в наружном или внутреннем слоях плавающей личинки (Meewis, 1939, 1941; Leys,

Degnan 2002; Degnan et al, 2015) (рис. 3). Поздние морулы представляют собой «смесь клеток» разных типов. В частности, склероциты, секретирующие личиночные спикулы, дифференцируются на самой поверхности морулы. Этот факт показан в эмбриогенезе *Iophon piceus* и *Mycale lobata* (Poecilosclerida) (Ересковский, 2005), *Adocia cinerea*, *Haliclona limbata* и *Amphimedon queenslandica* (Haplosclerida) (Meewis, 1939, 1941; Leys, Degnan 2002).

Обособление линий жгутиковых и амёбидных клеток паренхимы осуществляется по всему объёму морулы (Meewis. 1939, 1941; Leys, Degnan, 2002; Degnan et al, 2015). Затем дифференцирующиеся жгу-

Таб. 1. Основные типы клеток губок с указанием их положения в составе дефинитивной губки, принадлежности к транскриптомному семейству, функций, и происхождения при метаморфозе. Заметим, что изучение типов и функций клеток губок очень далеко от завершения.

Анатомические компартменты дефинитивных губок	Типы клеток	Функции клеток на основании морфологических данных и анализе транскриптома.	Транскриптомные семейства клеток	Из каких клеток личинки происходят при метаморфозе.	
				Паренхимульные личинки	Бластульные личинки
Покровы	экзопинакоциты	Барьерная, формирование спикул минерального скелета, секреция коллагена, сократительная, проводящая, фото- и механо-рецепция, пищеварительная, осморегуляторная	Эндимоциты	Внутренние амёбодильные клетки, наружные жгутиковые клетки, колленциты	Наружные гранулярные безжгутиковые клетки амфибластул, наружные жгутиковые клетки кальцибластул и цинктобластул
	хоаноциты	Барьерная, обеспечение потока воды через водоносную систему, пищеварительная, проводящая и чувствительная, мультipotентные стволовые клетки, из которых образуются половые клетки, археоциты, различные типы соматических клеток	Пептидоциты	Внутренние амёбодильные клетки, наружные жгутиковые клетки	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
Водонос-ная система	эндопинакоциты	Барьерная, формирование спикул минерального скелета, секреция коллагена, сократительная, проводящая, фото- и механо-рецепция, пищеварительная, осморегуляция	Эндимоциты	Данные отсутствуют	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	археоциты	Мультipotентные стволовые клетки, из которых образуются половые клетки, хоаноциты, различные типы соматических клеток	Археоциты и связанные с ними клетки	Наружные жгутиковые клетки, внутренние амёбодильные клетки.	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
Мезохил	колленциты	Секреция фибриллярного межклеточного матрикса,	Эндимоциты	Внутренние амёбодильные клетки	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	склероциты	Секреция минерального скелета	Археоциты и связанные с ними клетки	Внутренние амёбодильные жгутиковые клетки (?)	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	Различные специализированные амёбодильные	Фагоцитарная функция; возможно, образование компонентов межклеточного матрикса, участие в иммунных реакциях, функция, межклеточная коммуникация.	Разделяются на два семейства: пептидоциты и амёбодильные нейрoно-подобные клетки	Внутренние амёбодильные жгутиковые клетки	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
Ссылки		Simpson, 1984; Leys and Hill, 2012; Maldonado et al, 2012; Musser et al, 2021; Funayama, 2008	Musser et al, 2021	Ivanova, 1997; Gonobobleva, Ereskovsky, 2004; Ereskovsky, 2010; Nakanishi et al, 2014	Amano, Hori, 2001; Eerkes-Medrano, Leys, 2005; Ereskovsky et al, 2007

тиковые клетки мигрируют к поверхности зародыша, постепенно сплавиваясь в наружный слой личинки, а амёбоциты заполняют её внутреннюю часть. Также и склероциты, дифференцируясь на поверхности зародыша, затем мигрируют внутрь и занимают положение у заднего полюса формирующейся личинки. Замечательным примером независимой от положения в составе зародыша цитодифференцировки является формирование клеток пигментного кольца паренхимы *A. queenslandica*. Дифференцирующиеся пигментные клетки на стадии поздней морулы локализуются по всему объёму зародыша, придавая ему слабокоричневую окраску (brown stage, Degnan et al, 2015). Затем пигментные клетки мигрируют к заднему полюсу, постепенно организуясь в характерное для плавающей личинки пигментное кольцо (Leys, Degnan, 2002). Эти факты свидетельствуют о том, что процессы цитодифференцировки клеток морулы не связаны ни с определённым слоем бластулы, ни с их окончательным положением в составе личинки. Дифференцировка и миграция клеток оказываются автономными процессами, а формирование структуры плавающей личинки происходит скорее в результате сортировки клеток, чем в результате расслоения морулы (морульной деламинации) (рис. 3). Дифференцировка клеток внутренней среды (склетоцитов) на поверхности морулы, а жгутиковых клеток личинки в её глубинных слоях – процесс, который невозможно объяснить в рамках теории зародышевых листков. Этот процесс принципиально отличается от гастрюляции по типу морульной деламинации у двуслойных Стрекающих (Cnidaria). Но он прямо согласуется с общепринятым фактом о низкой интегрированности клеточных сообществ Губок и о необычайной пластичности их организации (см. обзор Colgren, Nachols, 2019). Следуя логике рассуждений П.П. Иванова (Иванов, 1937) можно сказать, что губки не достигли органотипического уровня, а находятся на цитотипическом уровне организации. Поэтому в развитии губок не происходит формирования внутреннего и наружного компартов клеток с определённой и схожей у всех представителей типа судьбой – гастрюляции и обособления зародышевых листков, характерных для всех Eumetazoa, включая Diploblastica и Triploblastica.

МЕТАМОРФОЗ ЛИЧИНОК И СТАНОВЛЕНИЕ ПЛАНА СТРОЕНИЯ ДЕФИНИТИВНЫХ ГУБОК В КОНТЕКСТЕ ТЕОРИИ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Обсуждая развитие Губок в контексте теории зародышевых листков, следует ответить на вопрос: имеется ли специфичная преемственность между определёнными клеточными линиями личинки и дефинитивными типами клеток олинтуса или рагона, образующимися в результате метаморфоза?

И исследования конкретных видов губок, и обзорные работы (Ereskovsky, 2010; Nakanishi et al, 2014) показывают, что определённого, специфичного для Губок, набора дефинитивных производных у личиночных типов клеток не существует (Таблица 1). При метаморфозе однослойных личинок кальцибластул и цинктобластул их наружные жгутиковые клетки образуют все типы дифференцированных клеток дефинитивного организма (Amano, Hori, 2001; Meewis, 1938; Ereskovsky et al, 2007). Амфибластулы известковых губок подкласса Calcaronea имеют два типа дифференцированных клеток в наружном слое (не считая четырёх «клеток креста»): зернистые клетки на заднем полюсе и жгутиковые клетки, образующие переднюю полусферу (Eerkes-Medrano, Leys, 2005) (рис. 2к). Данные морфологических исследований показывают, что при метаморфозе зернистые клетки становятся экзопинакоцитами, а жгутиковые клетки трансдифференцируются во все остальные типы клеток (хоаноциты, эндопинакоциты и клетки мезохила, в том числе склероциты) (Amano, Hori, 1993; Leys, Eerkes-Medrano, 2005). Способности клеток личинок Известковых губок дифференцироваться в различных направлениях исследовали с помощью экспериментов. Опыты Мааса (1906) по разделению амфибластул *Suxon* на две половины показали, что зернистые клетки заднего полюса способны превращаться в полноценную губку в то время, как жгутиковая половина личинки не могла прикрепиться к субстрату и погибала. У кальцибластул другой известковой губки – *Ascandra falcata* (п/кл Calcinea), и передние и задние половины личинки способны превращаться в нормальную ювенильную губку (Maas, 1906; Vorojevic, 1966).

Судьба личиночных клеток при метаморфозе губок класса Demospongiae отличается у представителей разных отрядов (Таблица 1) (обзоры: Ересковский, 2005; Ereskovsky, 2010). Эксперименты с мечением клеток и прослеживанием их судьбы при метаморфозе (cell-labelling experiments) паренхимульной личинки *A. queenslandica* продемонстрировали, что наружные жгутиковые клетки личинки частично подвергаются апоптозу, частично трансдифференцируются в различные типы дефинитивных клеток. Эти наблюдения привели авторов к выводу, что «не существует соответствия и преемственности между клеточными слоями, формирующимися в эмбриогенезе и слоями клеток, имеющимися у взрослого организма» (“Together, these observations indicate that a range of larval cell types can generate the diversity of cell types present in the juvenile and that there is no correspondence between the cell layers established during embryogenesis and those produced at metamorphosis.”) (Nakanishi et al, 2014).

На основании имеющихся фактов можно сделать определённый вывод, что основное положение теории зародышевых листков о специфическом, одинаковом для всех животных наборе их производных,

не применимо по отношению к Губкам. Этот вывод также может быть подкреплён и отсутствием у губок самих этих производных (пищеварительной системы, нервной, мышечной систем etc).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гастрюляция – процесс, смысл которого заключается в последовательном и необратимом разделении зародыша на наружный и внутренний слой клеток, являющиеся зачатками определённых систем тканей и органов. Из эктодермы, энтодермы и мезодермы образуется схожий у всех животных круг производных, а имеющиеся исключения не умаляют значения теории зародышевых листков в эволюционной биологии развития и в регенеративной медицине. Анатомические клеточные компартменты дефинитивных организмов соответствуют определённым эмбриональным компартментам, и они во многом тождественны у представителей самых разных групп многоклеточных животных.

Рассматривая всю совокупность фактов о анатомии, физиологии и развитии Губок становится очевидно, что у них отсутствуют функциональные и анатомические компартменты клеток, сходные с таковыми у других многоклеточных животных. Характерные для дефинитивных Губок анатомические компартменты не имеют однозначной онтогенетической связи с определёнными компартментами клеток у зародышей или личинок.

С учетом сказанного представляется необоснованным анахронизмом точка зрения, гомологизирующая хоанодерму ирригационной системы губок с энтодермой Eumetazoa (Adamska, 2016). Такая гомологизация затушевывает значимость эволюционных преобразований пищеварительной системы животных и упускает из вида, что в ходе эволюции первичных многоклеточных возникли две самостоятельные группы животных, системы питания которых имели принципиально различный характер. Если в одной из этих групп сохранялся автономный внутриклеточный тип пищеварения, характерный для хоанофлагеллят, то в другой произошла дифференциация специализированных эпителиальных клеток, для которых типичным стал экзоцитоз секретируемых пищеварительных ферментов внутрь общей замкнутой, выстланной энтодермой гастральной полости, что существенно изменило эффективность процесса пищеварения.

В ходе эволюции регуляторных генов, обеспечивающих детерминацию энтодермы и формообразование первичной кишки, у Eumetazoa в онтогенезе как особый этап возникла гастрюляция с образованием зародышевых листков и разнообразием механизмов их обособления. В пользу такого предположения свидетельствует появление многих генов, играющих роль в гастрюляции Eumetazoa, таких как Fkh, Twist, Snail, после расхождения Demospongiae и Eumetazoa

(Nakanishi et al., 2014). С другой стороны, обнаруженная экспрессия GATA в клетках губок, погруженных внутрь тела, наряду с консервативной дифференциальной экспрессией лигандов Wnt и TGF- β характерной для всех Metazoa, говорит о роли этих генов в формировании позиционной информации у первых многоклеточных.

Таким образом ранние этапы формирования Metazoa схематически можно представить как появление двух ветвей (рис. 4). В одной из них – у Ablastica – пищеварение сохраняло внутриклеточный характер. Возникновение полостного пищеварения в линии Blastica было обусловлено появлением особой пищеварительной системы, возникшей в результате дифференциации в числе зародышевых листков энтодермы. Наблюдаемые в раннем онтогенезе губок элементы морфогенетических процессов, в том числе эпителиальные морфогенезы, наблюдающиеся при формировании разветвленной ирригационной системы, характерны для всех Metazoa. Именно общность механизмов морфогенетических процессов определяет внешнее сходство личинок Губок и Стрекающих. При этом, однако, у губок не образуются зародышевые листки: у губок нет ни эктодермы, ни энтодермы и, следовательно, у них отсутствует характерный для всех остальных Eumetazoa, включая Diploblastica и Triploblastica, процесс гастрюляции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность Ольге Арчиловне Александровой за критическое обсуждение рукописи и дружескую помощь в подготовке её к публикации.

Благодарим за важные критические замечания и помощь Людмилу Валерьевну Чистякову (ЗИН РАН), Екатерину Александровну Нефёдову (ЗИН РАН), и Арсения Андреевича Лобова (ЦИН РАН).

Особую признательность выражаем Роману Петровичу Костюченко, заведующему кафедрой эмбриологии СПбГУ, без помощи которого публикация этой работы не состоялась.

Выражаем благодарность рецензентам, чья конструктивная критика помогла нам в работе над текстом статьи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При выполнении данного исследования люди и животные не использовались в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

А.К. Дондуа предложил термин Ablastica, инициировал работу над публикацией, написал аннота-

цию, введение, заключение, участвовал в написании других разделов статьи, особенно о функциональной анатомии губок, редактировал общий текст статьи, ему принадлежит авторство 4-го рисунка (кладограммы). Е.Л. Гоноблева написала разделы о развитии и биологии губок, выполнила рисунки 1–3, редактировала текст статьи после получения рецензий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том 1. Проморфология. Стр. 46–49; Том 2. Органология. М.: Наука, 1964. Стр. 169.
- Вестхайде В, Ригер Р. Зоология беспозвоночных. Т. 1. От простейших до моллюсков и артропод. М.: Изд-во КМК. 2008. 512 с.
- Гоноблева Е.Л. Формирование пластов поляризованных клеток (эпителизация) в эмбриональном развитии губок // Тр. С.-Петерб. об-ва естествоисп. 2009. Сер. 1. Т. 97. Стр. 89–102.
- Ересковский А. В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб: Изд. СПбГУ, 2005. 304 с.
- Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.-Л.: Биомедгиз, 1937. 812с.
- Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Иванова-Казас О. М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Короткова Г. П. Общая характеристика организации губок // Труды Биол. НИИ ЛГУ. Морфогенезы у губок. 1981. № 33. С 5–91.
- Короткова Г. П. Половой эмбриогенез губок и закономерности его эволюции // Труды Биол. НИИ ЛГУ. Морфогенезы у губок. 1981. № 33. С 108–136.
- Короткова Г. П. Регенерация животных. СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1997. 479 с.
- Малахов В. В. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1990. 145 с.
- Мечников И. И., 1877. О пищеварительных органах пресноводных турбеллярий // Записки Новоросс. Общ. Естествоисп. Т. 5, № 1 С. 1–12.
- Светлов П. Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке // Арх. Анат. Гист. и эмбр. 1963. Т. 44. № 4. С. 7–25.
- Adamska M. Sponges as models to study emergence of complex animals // Curr. Opin. Genet. Dev. 2016. V. 39. P. 21–28. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2016.05.026>
- Allman G. J. On the anatomy and physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the tubularian zoophytes // Proc. R. Soc. Lond. 1853. V. 6. № 97. P. 319–321.
- Amano S., Hori I. Metamorphosis of calcareous sponges. II. Cell rearrangement and differentiation in metamorphosis // Invertebr. Reprod. Dev. 1993. V. 24. P. 13–26. <https://doi.org/10.1080/07924259.1993.9672327>
- Amano S., Hori I. Metamorphosis of coeloblastula performed by multipotential larval flagellated cells in the calcareous sponge *Leucosolenia laxa*. // Biol. Bull. 2001. V. 200. P. 20–32. DOI:10.2307/1543082
- Baer K. E. Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I Theil. Königsberg: Bei den Gebrüdern Bornträger. 1828. P. 1–271
- Beklemishev V. N. Principles of comparative anatomy of invertebrates. Volume 2: Organology, Chicago: University of Chicago Press, 1969. P. 195.
- Borojevic R. Étude expérimentale de la différenciation des cellules de l'éponge au cours de son développement // Dev. Biol. 1966. V. 14. P. 130–153.
- Borojevic R. Etude du développement et de la différenciation cellulaire d'éponges calcaires Calcinées (genres *Clathrina* et *Asandra*) // Ann/ Embryol. Morph. 1969. V. 2. P. 15–36.
- Borojevic R. Différenciation cellulaires dans l'embryogenèse et la morphogenèse chez les Spongiaires // The biology of the Porifera. Symp. Zool. Soc. Ed. W. G. Fry. London. V. 25. P. 267–290.
- Boury-Esnault N., Ereskovsky A. V., Bezac C., et al. Larval development in Homoscleromorpha (Porifera, Demospongiae) first evidence of basal membrane in sponge larvae // Invert. Biol. 2003. V. 122. P. 187–202. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2003.tb00084.x>
- Brusca R., Brusca G. Invertebrates. Sinauer Associates; 2nd edition, 2003. 936 p.
- Calder D. R. George James Allman (1812–1898): pioneer in research on Cnidaria and freshwater Bryozoa // Zootaxa. 2015. V. 4020 N. 2. P. 201–243. DOI: 10.11646/zootaxa.4020.2.1
- Colgren J., Nichols S. A. The significance of sponges for comparative studies of developmental evolution // WIREs Dev. Biol. 2020. V. 9. e359. P. 1–16. DOI: 10.1002/wdev.359
- Degnan B. M., Adamska M., Richards G. S., Larroux C., et al. Porifera. // In: Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 1: Introduction, Non-Bilatera, Acoelomorpha, Xenoturbellida, Chaetognatha. (ed. Wanninger, A.). Springer-Verlag. 2015. P. 65–106. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1862-7>
- Delage Y. Embryogenese des eponges silicieus // Arch. Z. Exp. Gen. 1892. T. 10. P. 345–498.
- Dondua A. K., Kostyuchenko R. P. Concerning One Obsolete Tradition: Does Gastrulation in Sponges Exist? // Russ. J. Dev. Biol. V. 2013. 44. N5. P. 267–272. DOI:10.1134/S1062360413050020
- Edgar R., Mazor Y., Rinon A. et al. LifeMap Discovery: The Embryonic Development, Stem Cells, and Regenerative Medicine Research Portal // PLoS One. 2013. V. 8(7). P. 1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0066629.
- Eerkes-Medrano D., Leys S. P. Ultrastructure and embryonic development of a syconoid calcareous sponge // Invertebr. Biol. 2006. V. 125. P. 177–194. DOI: 10.1016/j.zool.2021.125984

- Efremova S.M. Once more on the position among Metazoa – Gastrulation and germinal layers of sponges // In: Modern problems of Poriferan biology. Eds. A.V. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring. Berliner geowiss. Abh. 1997. E20. P. 7–15.
- Ereskovsky A.V. The Comparative Embryology of Sponges, Springer Nature, 2010. 698 p.
- Ereskovsky A., Borisenko I.E., Bolshakov F.V., Lavrov A.I. // Genes. 2021. V. 12, 506. <https://doi.org/10.3390/genes12040506>
- Ereskovsky A.V., Boury-Esnault N: Cleavage pattern in *Oscar.ella* species (Porifera, Demospongiae, Homoscleromorpha): transmission of maternal cells and symbiotic bacteria // J Nat Hist. 2002. V. 36. P. 1761–1775. <https://doi.org/10.1080/00222930110069050>
- Ereskovsky A.V., Dondua A.K. The problem of germ layers in sponges (Porifera) and some issues concerning early metazoan evolution // Zool. Anz. 2006. V. 245. I. 2. P. 65–76. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2006.04.002>
- Ereskovsky A.V., Tokina D.B., Bezac Ch. et al. Metamorphosis of *Cinctoblastula* Larvae (Homoscleromorpha, Porifera). // J. Morphol. 2007. V. 268. P. 518–528. DOI: 10.1002/jmor.10506
- Fortunato S., Adamski M., Adamska M. Comparative analyses of developmental transcription factor repertoires in sponges reveal unexpected complexity of the earliest animals // Mar. Genomics. 2015. V. 24. P. 121–129. DOI: 10.1016/j.margen.2015.07.008
- Franzen W. Oogenesis and larval development of *Scypha ciliata* (Porifera, Calcarea) // Zoomorphology. 1988. V. 107. P. 349–357. <https://doi.org/10.1007/BF00312218>
- Funayama N. Stem Cell System of Sponge // In: Stem Cells: From Hydra to Man. T.C.G. Bosch (ed.). Springer Science + Business Media B.V. 2008. P. 17–35. DOI: 10.1007/978-1-4020-8274-0_2
- Funayama N. The stem cell system in demosponges: suggested involvement of two types of cells: archeocytes (active stem cells) and choanocytes (food-entrapping flagellated cells) // Dev. Genes Evol. 2013. V. 223. P. 23–38. DOI 10.1007/s00427-012-0417-5
- Godefroy N., Goff E., Martinand-Mari C. et al. Sponge digestive system diversity and evolution: filter feeding to carnivory // Cell Tissue Res. 2019. V. 377(3). P. 341–351. doi: 10.1007/s00441-019-03032-8.
- Gonobobleva E. L., Ereskovsky A. V. Metamorphosis of the larva of *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg. Biol. 2004. V. 74. P. 101–115.
- Haeckel E., Generelle Morphologie der Organismen. Georg Reimer, Berlin. 1866.
- Haeckel E. Die Gastrea-Theorie, die philogenetische Classification der Thierreichs und die Homologie der Keimblätter // Jena. Z. Naturw. 1874. Bd.8. S.1–55.
- Hall B.K. Germ Layers and the Germ-Layer Theory Revisited // In: Hecht, M.K., Macintyre, R.J., Clegg, M.T. (eds) Evolutionary Biology. Evolutionary Biology. Springer, Boston, MA. 1998. V. 30. P. 121–186. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1751-5_5
- Hutchins A. P., Yang Z., Li Y. et al. Models of global gene expression define major domains of cell type and tissue identity // Nucleic Acids Res. 2017. V. 45(5). P. 2354–2367. doi: 10.1093/nar/gkx054.
- Huxley T.G. On the anatomy and the affinities of the family of Medusae // Philosophical Trans. 1849. T.II. P. 425.
- Ivanova L. V. New data about morphology and metamorphosis of spongillid larvae (Porifera, Spongillidae). 2. The metamorphosis of the spongillid larvae // In: Modern problems of Poriferan biology. Eds. A. V. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring. Berliner geowiss. Abh. 1997. E20. P. 73–91.
- Kowalevsky A. O. Embryologische Studien an Würmen und Arthropoden // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. 1871. Sér. 7. T. 16. S. 1–70.
- Kraus Y.A., Markov A. V. Gastrulation in Cnidaria: The key to an understanding of phylogeny or the chaos of secondary modifications? // Biology Bulletin Reviews. 2017. V.7. P. 7–25.
- Lee W. L. Reiswig H. M., Austin W. C., Lundsten L. An extraordinary new carnivorous sponge, *Chondrocladia lyra*, in the new subgenus *Symmetrocladia* (Demospongiae, Cladorhizidae), from off of northern California, USA // Invertebr. Biol. 2012. V. 131(4). P.
- Leininger S., Adamski M., Bergum B. et al. Developmental gene expression provides clues to relationships between sponge and eumetazoan body plans // Nat. Commun. 2014. V. 5. P. 1–15. DOI: 10.1038/ncomms4905
- Leys S. P., Degnan B. M. Embryogenesis and metamorphosis in a haplosclerid demosponge: gastrulation and transdifferentiation of larval ciliated cells to choanocytes // 2002. Invertebr. Biol. V. 121. N. 3. P. 171–189. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2002.tb00058.x>
- Leys S.P., Ereskovsky A. V. Embryogenesis and larval differentiation in sponges // 2006. Can. J. Zool. V. 84. N. 2. P. 262–287. <https://doi.org/10.1139/z05-170>
- Leys S.P., Hill A. The Physiology and Molecular Biology of Sponge Tissues // In: Mikel A. Becerro, Maria J. Uriz, Manuel Maldonado and Xavier Turon, editors. The Netherlands: Amsterdam, Academic Press. 2012. Adv. Mar. Biol. V. 62. P. 3–56. DOI: 10.1016/B978-0-12-394283-8.00001-1
- Maas, O. Über die Entwicklung karbonatfreier und kalifreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben // Roux'Arch. Entwicklungsmech. 1906. V. 22. P. 581–599.
- Malakhov V. V. Major stages in the Evolution of Eukaryotic Organisms // Paleontol. J. 2003. V. 37. N. 6. P. 584–591.
- M. Maldonado, P. Bergquist. Phylum Porifera // In Atlas of marine invertebrate larvae, (Eds: C.M. Young, M.A. Sewel, M. E. Rice), Academic, Barcelona 2001, P. 21–51.

- Maldonado M., Ribes M. and Duyl F. C. Nutrient Fluxes Through Sponges: Biology, Budgets, and Ecological Implications In Mikel A. Becerro, Maria J. Uriz, Manuel Maldonado and Xavier Turon, editors. The Netherlands: Amsterdam, Academic Press. 2012. Adv. Mar. Biol. V. 62. P. 113–182. DOI: 10.1016/B978-0-12-394283-8.00003-5
- Manuel M. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans. // C. R. Biol. 2009. V. 332. I. 2–3. P. 184–209. DOI: 10.1016/j.crvi.2008.07.009
- Metschnikoff E., 1874. Embryologische Studien an Medusen. Wien. 159 S.
- Metschnikoff E. Vergleichend embryologische Studien. III. Über die Gastrula einiger Metazoa // Zeitschr. wiss. Zool. 1880. Bd. 37. S. 286–313.
- Meewis H. Contribution a l'étude de l'embryogenese des Myxospongiae: *Halisarca lobularis* (Schmidt) // Arch Biol Liege. 1938. V. 59. P. 1–66.
- Meewis H. Contribution a l'étude de l'embryogénese de Chalinulidae: *Haliclona limbata*. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 1939. V. 70. P. 201–243.
- Meewis H. Contribution a l'étude de l'embryogénese des éponges siliceuse. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 1941. V. 72. P. 126–149.
- Musser J. M., Schippers K. J., Nickel M. et al Profiling cellular diversity in sponges informs animal cell type and nervous system evolution // Science. 2021. V. 374. P. 717–723. doi: 10.1126/science.abj294
- Nájera G. S., Weijer C. J. The evolution of gastrulation morphologies // Development. 2023. V.150(7). dev200885. DOI: <https://doi.org/10.1242/dev.200885>
- Nakanishi, N., Sogabe, S., Degnan, B. Evolutionary origin of gastrulation: Insights from sponge development // BMC Biology. 2014. V. 12. N. 26. P. 1–9. DOI: 10.1186/1741-7007-12-26
- Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla (third edition), Oxford: University Press, 2001. 1–563 p.
- Pander Ch. Dissertatio inauguralis sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribusquinque diebus. Wirceburgi, 1817. 1–69 p.
- Rathke M. H. Flusskrebs. // Isis von Oken, 1825. Erster Band. Heft X. S. 1093–1100.
- Richardson M. K. Theories, laws, and models in evo-devo // J Exp Zool B Mol Dev Evol. 2021. V. 338(1–2). P. 1–26. doi: 10.1002/jez.b.23096.
- Riesgo A., Taylor C., Leys S. Reproduction in a carnivorous sponge: the significance of the absence of an aquiferous system to the sponge body plan // Evolution and Development. 2007. V. 9 (6). P. 618–631. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2007.00200.x>
- Sebé-Pedrós A., Chomsky E., Pang K. et al. Early metazoan cell type diversity and the evolution of multicellular gene regulation // Nat Ecol Evol. 2018. V. 2(7). P. 1176–1188. doi:10.1038/s41559-018-0575-6.
- Simpson T. L. The cell biology of Sponges. New York: Springer-Verlag, 1984. 662 p.
- Schönberg C. H. L. No taxonomy needed: Sponge functional morphologies inform about environmental conditions // Ecol. Indic. 2021. V. 129. 107806. P. 1–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107806>
- Steinmetz P. R. A non-bilaterian perspective on the development and evolution of animal digestive systems. // Cell and tissue research. 2019. V. 377(3). P. 321–39.
- Tarashansky A. J., Musser J. M., Khariton M. et al. Mapping single-cell atlases throughout Metazoa unravels cell type evolution // Elife. 2021. V. 10. P. 1–24. doi: 10.7554/eLife.66747.
- Vacelet J, Boury-Esnault N. Carnivorous sponges // Nature. 1995. V. 373. P. 333–335. <https://doi.org/10.1038/373333a0>
- Vacelet J, Duport E. Prey capture and digestion in the carnivorous sponge *Asbestopluma hypogea* (Porifera: Demospongiae) // Zoomorphology. 2004. V. 123. P. 179–190. DOI: 10.1242/jeb.072371
- Weisswfnels N. Biologie und Mikroskopische Anatomie der Süßwasserschwämme (Spongillidae). New York: Fisher. 1989. 110p.
- Wolff C. F. De formatione intestinorm praecipue tum et de amnio spurioiisque partibus embryonis gallinacei, nondum visis. Observationes, in ovis incubatis institutae, I – III. Novi commentarii Academiae Imp. Scientiarum Petropolitanae, t. XII. 1766–1767, 1768, s.403–507; t.XIII (1768–1769).
- Wolff, C. F. (1768; 1769). De formatione intestinorum praecipue, tum et de amnio spurio, aliisque partibus embryonisgallinacei nondum visis. //Novi commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. T. XII. S. 403–507; T. XIII.
- WPD (The World Porifera Database) // <https://www.marinespecies.org/porifera/>

ABLASTICA - METAZOA WITHOUT GERM LAYERS**A.K. Dondua, E.L. Gonobobleva****St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia***e-mail: gonobol@mail.ru*

The germ layers theory is a fundamental synthesis of comparative and evolutionary embryology, which is essential for proving the unity of the multicellular animals. In this article, we substantiate the point of view that among Metazoa, in addition to Diploblastica and Triploblastica, there is a third group, which lacks germ layers, and on this basis we propose to call it Ablastica.

Keywords: Porifera, embryogenesis, germ layers, Ablastica, Diploblastica, Triploblastica.

УДК 595.384.2

ОСОБЕННОСТИ И ПОТЕНЦИАЛ РОСТА СИНЕГО КРАБА *PARALITHODES PLATYPUS* В ЯПОНСКОМ МОРЕ

© 2024 г. Д. В. Артеменков^{а, *}, О. Ю. Борилко^б, А. Н. Деминов^б, Д. О. Сологуб^а

^аВсероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, 105187 Россия

^бТихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), Владивосток, 690091 Россия

*e-mail: dmitriy.artemenkov@gmail.com

Поступила в редакцию 13.12.2023 г.

После доработки 27.05.2024 г.

Принято к публикации 20.06.2024 г.

Синий краб *Paralithodes platypus* (Brandt, 1851) – широко распространённый и многочисленный представитель семейства Lithodidae, обитающий в Тихом океане. Однако численность его популяции в Японском море подвержена сильным колебаниям. Так, ввиду низкой численности синего краба, его промысел в Японском море запрещен с 2022 г. Поэтому целью исследования было сравнить особенности и потенциал роста синего краба в Японском море относительно скоплений этого вида, обитающих в Охотском и Беринговом морях. Рост синего краба исследован по литературным и собственным данным, которые были собраны на учетно-ловушечных съемках в прибрежных районах Японского моря в 2011–2014 гг. В соответствии с уравнением Бергаланфи, самцы синего краба в Японском море достигают предельных размеров ширины карапакса $CW_{inf} = 193.5$ мм, а самки – 162.1 мм. Скорость роста крабов в Японском море значительно выше, чем у крабов, обитающих у Шантарских о-вов и у восточного Сахалина. При этом скорость роста крабов из скоплений в зал. Шелихова и в Беринговом море достоверно не отличается от скорости роста крабов в Японском море. Вероятно, такие отличия являются результатом комплексного влияния гидрологических условий обитания, пищевой продуктивности акваторий, а также конкуренции, как межвидовой, так и внутривидовой.

Ключевые слова: синий краб *Paralithodes platypus*, линейный рост, ELEFAN, генетический алгоритм, TropFishR, Японское море

DOI: 10.31857/S0475145024010028, EDN: MFHMJL

ВВЕДЕНИЕ

Синий краб *Paralithodes platypus* (Brandt, 1851), наряду с камчатским крабом *P. camtschaticus* (Tilesius, 1815), является широко распространённым и многочисленным представителем семейства Lithodidae, поэтому вызывает большой интерес у исследователей. Этот вид обитает в бореальной сублиторали Тихого океана на глубинах от 10 до 500 метров (Кобликов и др., 2010). Опубликованные ранее исследования предоставляют данные об экологии, пищевом поведении и репродуктивных особенностях представителей рода *Paralithodes*, однако информация о росте крабов в определённых экологических условиях ограничена. (Левин, 2001; Лысенко, 2001а; Лысенко, 2001б; Пинчуков, Беренбойм, 2003; Лысенко, Гайдаев, 2005; Черниенко, 2010; Михеев, 2011; Filina, 2011; Herter et al., 2011; Федотов, Черниенко, 2019; Клинушкин, 2019; Клинушкин и др., 2021; Artemenkov

et al., 2022). Высокая численность популяции синего краба в Японском море в 2020 и 2021 годах позволила вести его промысел, в результате которого было выловлено 303 и 84 тонны крабов, соответственно. Однако с 2022 года, когда популяция значительно сократилась, промысел был запрещён. Тем не менее, в настоящее время существуют многочисленные популяции синего краба, обнаруженные у Западной Камчатки и в западной части Берингова моря, где в период 2020–2022 гг. средний вылов составил 2881 и 4582 т соответственно (Моисеев и др., 2021; Моисеев и др., 2022).

Изучение популяций ракообразных осложняется тем, что у них наблюдается ступенчатый рост, связанный с изменением размеров карапакса после каждой линьки. Чтобы определить годовой прирост массы крабов, используют два показателя: прирост массы после линьки и частоту линек. (Клитин, 2003; Лысен-

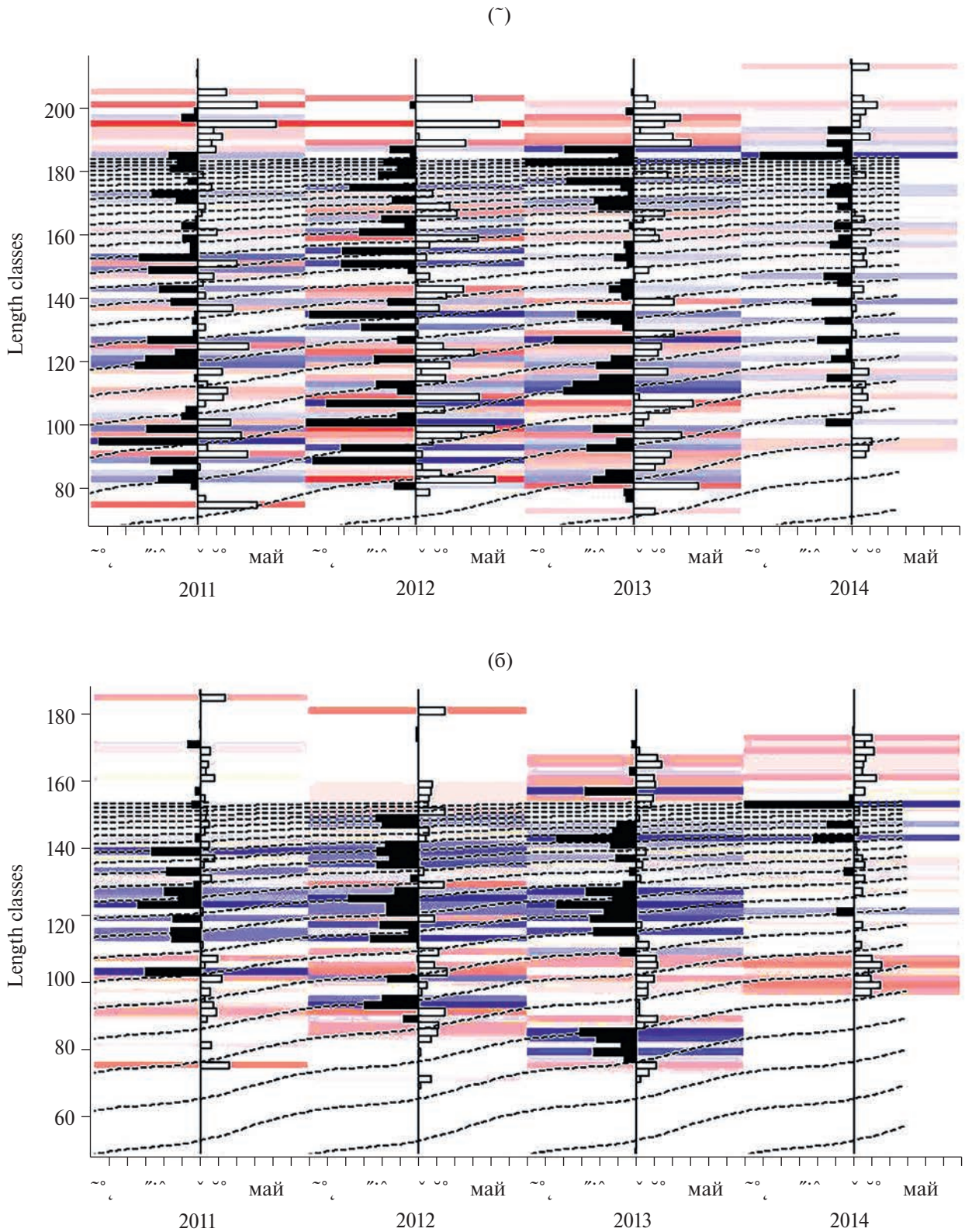


Рис. 1. Размерно-частотное распределение когорт синего краба в Японском море по ширине карапакса (length classes) и кривые роста (пунктирная линия) для самцов (а) и для самок (б).

ко, Гайдаев, 2005). Исследование особенностей роста синего краба позволяет оценить его адаптивный потенциал в разных экологических условиях север-

ных морей Пацифики. Также данные о росте крабов важны для анализа продукционных процессов в экосистемах и разработки математических моделей для

Таблица 1. Размеры самцов синего краба разного возраста для разных скоплений в морях северной Пацифики, мм*

Возраст, лет	Синий краб				
	Японское море	Охотское море, у ос-ва Сахалина (Михеев, 2011)	Охотское море, у Шантарских островов (Artemenkov et al., 2022)	Охотское море, в заливе Шелихова (Artemenkov et al., 2022)	Берингово море (Федотов, Черниенко, 2019)
1	10,4	34,0	4,9	9,6	23,5
2	28,3	65,4	12,5	27,7	45,7
3	44,5	90,6	19,5	43,8	64,9
4	59,1	110,8	26,2	58,1	81,5
5	72,2	127,0	32,5	70,7	95,9
6	84,1	140,1	38,4	82,0	108,4
7	94,8	150,5	43,9	92,0	119,2
8	104,5	158,9	49,1	100,9	128,6
9	113,2	165,6	54,0	108,8	136,7
10	121,0	171,0	58,6	115,8	143,7
11	128,1	175,4	62,9	122,0	149,8
12	134,5	178,9	67,0	127,6	155,0
13	140,3	181,7	70,8	132,5	159,6
14	145,5	183,9	74,4	136,8	163,5
15	150,2	185,7	77,8	140,7	167,0

Примечание. * – размеры крабов ранних возрастов определены по уравнениям роста, которые получены на основании фактических данных научных уловов (Японское море – данные настоящего исследования).

оценки численности популяции (Дворецкий, 2011; Haddon, 2011; Mildenerger et al., 2017). Цель данного исследования – описание половой и возрастной структуры популяции синего краба в Японском море, а также анализ особенностей и потенциала его роста в сравнении с данными, полученными для популяций в Охотском и Беринговом морях, представленными в литературе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения роста крабов были проведены измерения особей, которые пойманы в ходе учетно-ловушечных съемок в период с 2011 по 2014 гг. в северо-западной части Японского моря. Для ловли крабов использовались краболовные порядки, состоящие из 30 ловушек, имеющих форму усеченного конуса с шагом ячеей сети 60 мм (Japan Conic-0.7). Для биологического анализа крабов было исследовано 7.9 тыс. экземпляров, которые были пойманы на глубинах от 20 до 184 метров. Измерения ширины карапакса (ШК) производились с использованием штангенциркуля, с точностью до 1 мм, по наибольшему поперечному сечению головогруды (Низяев и др., 2006). Исследованы самцы и самки синего краба с шириной карапакса 59–215 мм. Также определяли пол, линочные стадии – у самцов и стадии зрелости икры – у самок.

Для анализа связи между шириной карапакса и массой краба были использованы данные о 2661

самцах и 3164 самках, точность измерения массы составляла 0.0005 кг. Зависимость между шириной карапакса и массой краба была описана степенным уравнением (1), где константы а и b являются коэффициентами.

$$W = a \cdot CW^b, \quad (1)$$

Для сравнения разных периодов роста были определены половозрелость и стадии линьки крабов. Определение половозрелости самцов основано на измерении высоты клешни относительно ШК, а половозрелости самок – на увеличении доли половозрелых особей с увеличением размеров. Вероятность линьки была рассчитана по доле крабов ранних стадий линьки (Клинушкин, 2022; Artemenkov et al., 2022).

Произведены расчеты показателей линейного роста синего краба по уравнению (2), включая размеры ШК в когортах (CW_t , мм), теоретическое предельное значение ШК (CW_{inf} , мм), константу роста (K, год⁻¹) и гипотетический возраст краба при ШК равной 0 (t_0). Для расчетов был использован статистический пакет TropFishR в R, который дополняет метод ELEFAN (Electronic length frequency analysis) для анализа размерного распределения и определения параметров уравнения роста Берталанфи (R Core Team, 2016; Taylor, Mildenerger, 2017). Пакет TropFishR также использует алгоритмы оптимизации по гене-

Таблица 2. Распределение самцов и самок синего краба по глубинам в Японском и Охотском морях с 2011 по 2015 гг., м

Пол	Район	Сезон сбора материалов	Число отловленных особей на глубинах, экз.	Глубина поимок, м		Среднее значение и стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Мода
				Мин.	Макс.			
Самцы	Японское море	Весеннее	3767	20	184	86.6±0.5	32.5	79
	Охотское море (Artemenkov et al., 2022)	Весеннее	15476	97	428	259.6±0.7	88.9	340
		Летнее	5037	96	368	173.1±0.8	61.1	156
Самки	Японское море	Весеннее	4208	20	184	71.2±0.4	27.7	79
	Охотское море (Artemenkov et al., 2022)	Весеннее	6297	97	406	138.9±0.7	58.9	110
		Летнее	897	96	368	107.4±1.0	30.2	96

тическому алгоритму для поиска параметров в многомерном пространстве разных временных периодов, что позволяет определить пики и пробелы в распределении размерных частот и корректирует кривую роста, проходящую через максимальное их количество (Scrusca, 2013; Scrusca, 2016). Рассчитанное число пиков мы отождествляли с возрастной структурой крабов, так как для каждого из возрастов характерен пик нормального распределения.

$$CW_t = CW_{inf} \cdot (1 - \exp^{-K(t-t_0)}), \quad (2)$$

Для сопоставления скоростей линейного роста синего краба в различных районах обитания был применен метод сравнения независимых выборок на основе t-критерия Стьюдента. Выборки из разных акваторий за период от 1 до 20 лет представляли собой значения ШК, вычисленные по уравнениям группового роста крабов. Метод сравнения независимых выборок также использовался для оценки статистических различий по глубине обитания крабов, которые помогли рассмотреть влияние абиотических факторов среды. Выборки состояли из частотного ряда глубин поимок того или иного числа особей крабов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Потенциал роста и линейный рост синего краба из Японского моря

Рост самцов и самок синего краба из Японского моря изучен с использованием метода ELEFAN, который позволил оптимизировать уравнения роста с помощью генетического алгоритма. Групповой рост описан уравнениями Бергаланфи 3 и 4 (рис. 1). Результаты показали, что самцы синего краба, обитающие в Японском море, достигают в течение жизни

большой предельной ширины карапакса (193.5 мм), чем самки из того же скопления (162.1 мм).

Уравнение роста для скопления самцов синего краба в Японском море:

$$CW_t = 193.58 * (1 - \exp^{-0.103(t-0.464)}) \quad (3).$$

Такое же уравнение роста для самок:

$$CW_t = 162.15 * (1 - \exp^{-0.121(t-0.593)}) \quad (4).$$

Расчисление полученных уравнений роста по годам свидетельствуют о наиболее высоких темпах линейного роста у особей, не достигших половой зрелости. Поэтому наибольшие абсолютные годовые приросты ШК у самцов и самок синего краба из Японского моря наблюдаются в возрасте 1–6 лет. Значения ШК самцов в среднем за год прирастают на 14 мм, а масса тела самцов – на 56 г. У самок ШК в среднем за год увеличивается на 12.9 мм, а масса тела – на 58 г.

После наступления половой зрелости темпы линейного роста самцов и самок синего краба существенно уменьшаются, что, вероятно, связано с расходом энергии на процессы размножения. Самцы с 7 до 14 лет характеризуются приростами ШК от 5.2 до 10.7 мм (в среднем 7.7 мм), массы – от 137 до 169 г (160.1 г). Для самок характерно увеличение ШК за год от 4.1 до 9.6 мм (в среднем 6.5 мм), а массы – от 125 до 147 г (в среднем 139.1 г). Ввиду особенностей биологии самок синего краба и их линьки один раз в два года, можно рассчитать, что прирост за линьку составит в среднем 13.0 мм и 278.2 г.

Период роста с явными признаками физиологического старения у синего краба Японского моря начинает отмечаться при достижении ШК 150 мм, когда линька начинает происходить один раз в два года

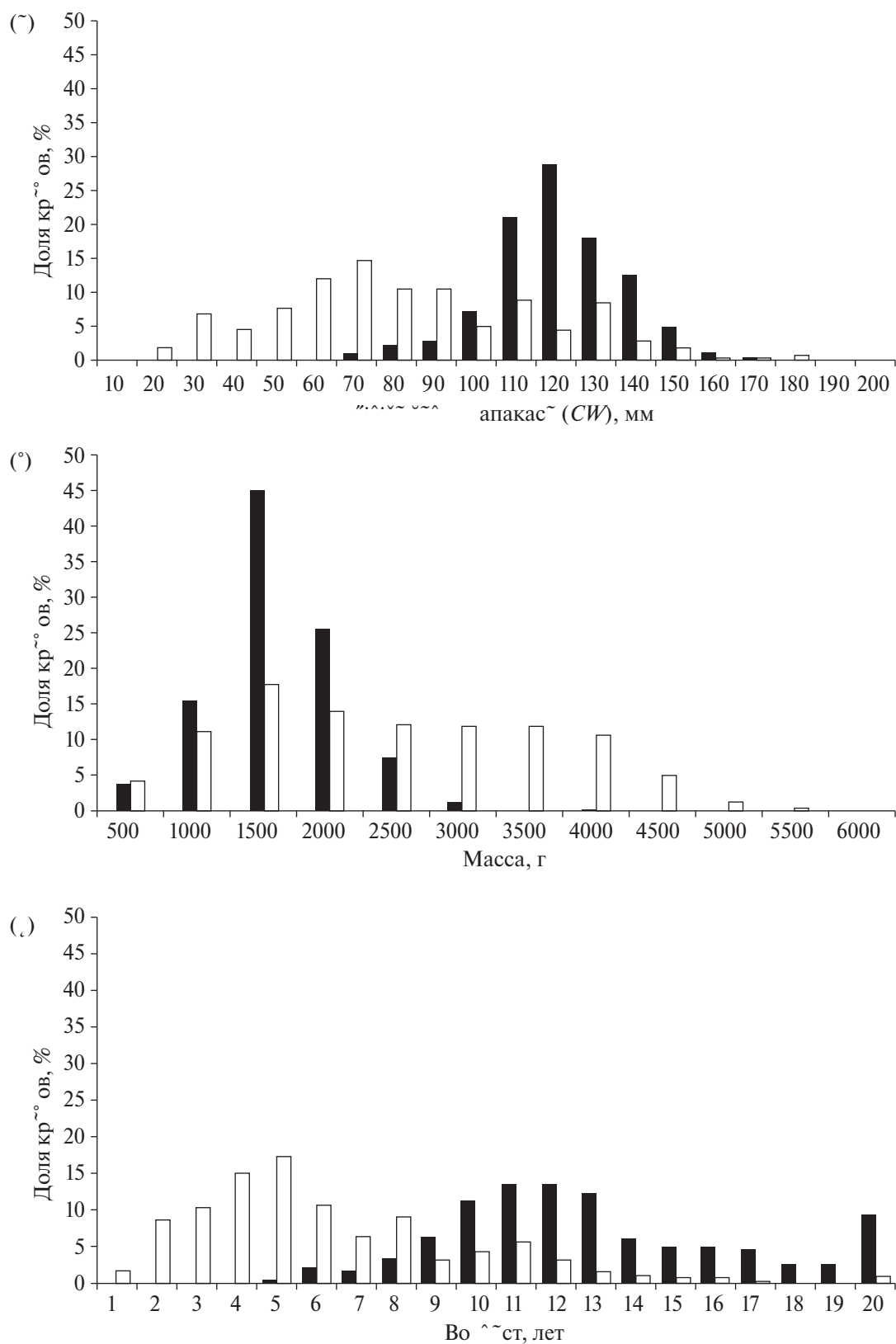


Рис. 2. Распределение особей синего краба, выловленных в период исследований в Японском море с 2011 по 2014 гг, по ширине каракаса (а), массе (б) и возрасту (в); отдельно представлены данные по самкам (•) и самцам (◦).

Таблица 3. Средние многолетние вариации ширины карапакса (мм) самцов и самок синего краба в Японском и Охотском морях с 2011 по 2015 гг.

Пол	Район	Мин.	Макс.	Среднее значение и стандартная ошибка	Стандартное отклонение	Мода
Самцы	Японское море	69	215	146.5±0.5	29	177
	Охотское море (Artemenkov et al., 2022)	73	192	132.4±0.1	18	137
Самки	Японское море	66	186	125.1±0.2	16.2	118
	Охотское море (Artemenkov et al., 2022)	59	139	100.8±0.1	9.4	97

(Лысенко, 2001а; Клинушкин, 2022). Расчетные данные показывают, что линейный рост самцов в Японском море сильно замедляется с 15 по 20-е годы жизни. Снижаются приросты ШК (в среднем 3.7 мм) и массы тела (135.1 г). У самок в Японском море период старости также характеризуется минимальными приростами ШК (от 1.2 до 3.7 мм – в среднем 2.8 мм) и массы тела (от 76 до 117 г – в среднем 96 г).

Результатом оценки потенциала роста синего краба в Японском море вполне могут служить достигаемые размеры особей, которые обусловлены оптимальными гидрологическими условиями обитания, уровня конкуренции и пищевой продуктивности акваторий. Самцы синего краба в Японском море достигают половозрелости на 7 году жизни при размере 94.8 мм и почти не отличаются от особей в зал. Шелихова (92.0 мм). Так, если рассмотреть размерные ряды, характерные для этих двух скоплений, полученные по уравнениям роста, достоверных различий не наблюдается ($t = 0.262$ при $p < 0.795$) (табл. 1). Также значимых отличий не наблюдается между ростом самцов в Японском и Беринговом морях ($t = -1.274$ при $p < 0.213$). Однако самцы синего краба в Беринговом море к 5 годам вырастают до 95.9 мм и, вероятно, становятся половозрелыми раньше, чем особи в скоплениях в зал. Шелихова и Японском море.

Самцы из скопления у ос-ва Сахалина, которые к 4-му году вырастают уже до 110,8 мм ($t = -2.755$ при $p < 0.010$), достоверно раньше достигают половой зрелости. В то же время, самцы синего краба из скопления у Шантарских о-вов достигают половой зрелости значительно позже, лишь к 14 году и размеру 74.4 мм ($t = 3.809$ при $p < 0.001$). Конечно, такие отличия являются результатом комплексного влияния гидрологических условий обитания, пищевой продуктивности акваторий, а также конкуренции как межвидовой, так и внутривидовой.

ПОЛОВАЯ И РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА САМЦОВ И САМОК

В акватории исследований Японского моря с 2011 по 2014 гг. соотношение полов в уловах *P. platypus* смещено в сторону самок и составляет 1.00: 0.90. При

этом отличие от соотношения 1: 1 статистически значимо ($\chi^2 = 373$, $df = 19$, $p < 0.05$). В возрасте от 10+ до 13+ доля самок достигает 68% в среднем, далее происходит выравнивание соотношения, а с возраста 18+ доля самцов выше (62% в среднем). В уловах отмечены самки, имеющие ШК 66–186 (в среднем 125.1 ± 0.2) см, и самцы с ШК 69–215 (в среднем 146.5 ± 0.5) см (рис. 2а). Обнаружена достоверность различия распределения ширины карапакса в зависимости от пола ($t = 39.74$ при $p \leq 0.001$). Для самок основу уловов (50%) во все годы составляли особи с шириной карапакса 11–12 см, а для самцов (45%) – 15–18 см.

Масса самок находилась в пределах 0.075–4.010 (1.423 ± 0.008) кг, а самцов – 0.200–5.560 (2.273 ± 0.022) кг (рис. 2б). Также обнаружена достоверность различия массы в зависимости от пола ($t = 36.33$ при $p \leq 0.001$). Пересчет возраста самок и самцов (рис. 2в) по уравнению роста позволил вычислить средний возраст 13.0 ± 0.06 и 14.5 ± 0.08 лет соответственно, где отмечается достоверность различий распределения возраста в зависимости от пола ($t = 15.00$ при $p \leq 0.001$).

В период исследований было обнаружено, что в Японском море глубина, на которой обитали самцы синего краба, значительно отличалась от глубины обитания самок ($t = 24.050$ при $p \leq 0.001$) (табл. 2). Хотя мода или глубина наиболее частых поимок у самцов и самок в Японском море одинакова (79 м).

Линейные и весовые характеристики особей связаны аллометрической зависимостью (табл. 4). У крабов из скопления в Японском море показано, что отрицательная аллометрическая зависимость ($b < 3$) характеризует весовой рост. Показатель степени b (2.87) размерно-весового уравнения несколько выше в Японском море у самцов, чем у самок (2.77). Наибольшая масса самцов крабов, отмеченная в Японском море, составила 5.56 кг при ШК 204 мм. При этом в период учётных съёмок максимальная ШК самцов в Японском море составила 215 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рост самцов и самок синего краба в Японском море описывается уравнениями Бергаланфи, а масса

Таблица 4. Анализ зависимости между шириной карапакса и массой тела самцов и самок синего краба в Японском и Охотском морях с 2011 по 2015 гг.

Пол	Район	ШК максимальная, мм	Уравнение зависимости
Самцы	Японское море	215	$W = 10^{-3} 1.2 CW^{2.8703}$
	Охотское море (Artemenkov et al., 2022)	198	$W = 10^{-3} 1.0 CW^{2.8808}$
Самки	Японское море	186	$W = 10^{-3} 2.0 CW^{2.7738}$
	Охотское море (Artemenkov et al., 2022)	155	$W = 10^{-3} 5.9 CW^{2.5058}$

особей – аллометрической зависимостью. Описание роста по периодам неполовозрелости, наступления половой зрелости и старости выполнено с учетом ранее описанных особенностей биологии синего краба (Artemenkov et al., 2022). Для этого были учтены значения ШК, при которых начинают отмечаться половозрелые особи самцов и самок. Частота линек у взрослых особей крабов снижается с возрастом, поэтому также учтена величина ШК, при которой линька происходит один раз в два года.

Как видно из уравнений Бергаланфи, размеры крабов в Японском море относительно скопления в зал. Шелихова значимо не отличаются (табл. 1). При этом глубины обитания крабов в период весны существенно разные. Самцы в Охотском море наиболее часто встречаются на глубине 340 м, а в Японском море – на глубине 79 м ($t = 187.641$ при $p \leq 0.001$). Кроме того, более узкий диапазон глубин, на которых обитают самцы синего краба в Японском море, от 20 до 184 м, говорит о том, что они там распределены более локально, чем в Охотском море, где крабы встречаются на глубинах 97–428 м (Artemenkov et al., 2022). Аналогично выглядит весеннее распределение самок синего краба по глубинам. В итоге, в Охотском море самцы и самки встречаются на более глубоких изобатах (от 97 до 428 м для самцов и от 97 до 406 м для самок), чем в Японском море (от 20 до 184 м для обоих полов).

Отличия в батиметрическом распределении скоплений синего краба в Японском и Охотском морях связаны, в первую очередь, с гидрологическими условиями районов обитания. В весенний и летний периоды в Японском море синий краб распределяется в узкой прибрежной полосе более теплых вод, где за счет интенсивной конвекции поверхностный изотермический слой достигает толщины до 200–250 м и температуры 1–2,5 °С (Шунтов, 2001). В Японском море холодный промежуточный слой слабо трансформируется. Обратная ситуация наблюдается в заливе Шелихова, где холодный промежуточный слой размывается со стороны Западной Камчатки за счет активного динамического перемешивания вод. Со стороны глубоководного желоба происходит приток глубинных теплых вод северной ветви Западно-Камчатского течения (Чернявский, 1992), которые выхо-

дят из желоба на шельф залива Шелихова и размывают холодный слой. За счет этих процессов в весенний и летний периоды придонный слой на прикамчатском шельфе залива Шелихова имеет положительные значения температуры, что позволяет синему крабу обитать в широком диапазоне глубин.

Различия в структуре вод влияют и на миграционную активность синего краба в Японском и Охотском морях. У Западной Камчатки воды имеют трехслойную структуру: верхний квазиоднородный слой толщиной до 30–40 м, холодный промежуточный слой, и, подстилающий его слой с глубинными более теплыми океаническими водами, проникающими в Охотское море через Курильские проливы. Это приводит к тому, что на прикамчатском шельфе в заливе Шелихова половозрелые особи синего краба совершают продолжительные сезонные миграции. Весной и летом крабы смещаются на небольшие глубины, где происходит их откорм и нерест при наилучших условиях для развития икры и выхода личинок, затем крабы мигрируют на глубины, где пережидают зиму. Таким образом, происходят циклические миграции с глубины на мелководье и наоборот, благодаря которым крабы выбирают наиболее благоприятные пищевые и гидрологические условия. Скопление синего краба в Японском море обитает на узком шельфе с крутым материковым склоном, где отсутствуют ярко выраженные градиенты водных масс. Это позволяет легко проникать на значительную глубину до 400 м и возвращаться с неё (Букин и др., 1988).

Различия шельфа, глубин обитания и физико-химических свойств воды, а также других особенностей экологических условий в каждом из регионов, безусловно, влияют на изменчивость морфологических параметров краба. Так, между скоплениями Японского моря и зал. Шелихова наблюдаются различия в средних размерах особей. В Японском море ШК самцов колеблется от 69 до 215 мм, в среднем составляя 146.5 ± 0.5 мм, что существенно отличается от самцов Охотского моря (Artemenkov et al., 2022), средняя ШК которых составляет 132.4 ± 0.1 мм ($t = 21.674$ при $p \leq 0.001$). Следовательно, популяция крабов Японского моря представлена относительно большей долей крупных особей (табл. 3).

Тем не менее, большая численность характерна для скоплений синего краба в зал. Шелихова, а не в Японском море (Моисеев и др., 2021). Вероятно, этому способствуют оптимальные гидрологические условия, большая площадь шельфа, богатая пищевая продуктивность акваторий зал. Шелихова (Кобликов и др., 1990; Шунтов, 2001). Исследователи, изучавшие бентос континентального шельфа Охотского моря, отметили, что в заливе Шелихова, за счет его большой площади, сосредоточено более четверти всего запаса шельфовой донной фауны Охотского моря. При этом средняя биомасса составляет 548 г/м² с преобладанием двустворчатых моллюсков, усоногих ракообразных и серых морских ежей. Среднее значение биомассы бентоса на североохотоморском шельфе также довольно велико: 359 г/м², с преобладанием двустворчатых моллюсков и иглокожих. Японское море характеризуется преобладанием двустворчатых моллюсков, брахиопод, а также, морских ежей. Средняя биомасса бентоса здесь составляет 186 г/м².

В экосистемах морских сообществ конкурентные отношения между гидробионтами являются одним из факторов, влияющих на их распределение, разнообразие и обилие. Например, Моисеев с соавторами отмечали, что в 2013 г. численность скопления промысловых особей синего краба в зал. Шелихова (1006 экз./км²) была выше, чем в Японском море (247 экз./км²), что обуславливало большую плотность особей, а следовательно, более высокую внутривидовую конкуренцию (Моисеев и др., 2021). Кроме того, в Японском море соотношение численности самцов синего и камчатского крабов достигает 1 к 9, а в зал. Шелихова — 10 к 4. Таким образом, хотя конкуренция между крабами может играть важную роль в экосистемах морских сообществ и влиять на их рост, необходимо учитывать множество других факторов. Так, сильное выхолаживание вод сильно тормозит рост синего краба из скопления у Шантарских о-вов (Мельник и др., 2014). Кроме того, стоит отметить, что причиной высокого уровня травматизма мелких особей *Paralithodes* обычно является пресс хищников, а для более крупных особей большее влияние на численность оказывает промысел (Соколов, Милютин, 2006). Так, в Японском море можно отметить достаточно высокую нагрузку со стороны водолазов-любителей и донного тралового промысла тресковых рыб, тогда как для залива Шелихова характерна меньшая доступность акваторий и наличие сложных грунтов, не позволяющих вести траловой промысел донных рыб (Шунтов, 2001; Калчугин и др., 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характер роста синего краба различается в Японском, Охотском и Беринговом морях. Потенциал роста популяции краба в Японском море сопоставим с показателями, отмеченными для высокочисленных скоплений в заливе Шелихова и западной части Бе-

рингова моря. Однако численность крабов в Японском море значительно меньше, чем в заливе Шелихова и западной части Берингова моря. Вероятно, помимо конкурентных взаимоотношений между синим и камчатским крабом, увеличению численности синего краба в Японском море мешает чрезмерное промысловое воздействие, включающее незаконный промысел (ННН-промысел).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны Р. Н. Буруковскому за замечания по тексту. Также авторы выражают благодарность сотрудникам, собравшим и предоставившим данные из Японского моря (ТИПРО).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа подготовлена на основании ежегодного мониторинга и выполнения государственного задания Минобрнауки РФ в 2011–2014 гг.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Артеменков Д. В. — проведение размерно-частотного анализа и расчёт темпов роста синего краба, статистический и сравнительный анализ, написание и подготовка рукописи; Борилко О. Ю., Демин А. Н., Сологуб Д. О. — сбор биоматериала, интерпретация результатов, написание и редактирование рукописи. Все авторы участвовали в обсуждении результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Букин С. Д., Мясоедов В. И., Низяев С. А. и др. Динамика пространственного распределения и некоторые особенности биологии синего краба северной части Тихого океана // Морские промысловые беспозвоночные. Сборник научных трудов. М.: ВНИРО. 1988. С. 4–16.
- Дворецкий А. Г. Модель роста молоди камчатского краба в Баренцевом море // Тр. Зоологического института РАН. 2011. Т. 315. № 1. С. 75–84.
- Калчугин П. В., Бойко М. И., Соломатов С. Ф. и др. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского

- моря // Известия ТИНРО. 2016. Т. 184. № 1. С. 54–69. DOI: 10.26428/1606–9919–2016–184–54–69
- Клинушкин С. В. Плодовитость синего краба в северной части Охотского моря // Тр. ВНИРО. 2019. Т. 175. С. 36–47.
- Клинушкин С. В., Харитонов А. В., Диденко Д. С. Внутривидовая морфологическая изменчивость синего краба северной части Охотского моря // Тр. ВНИРО. 2021. Т. 185. С. 22–31. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–22–31
- Клинушкин С. В. Размер половозрелости синего краба *Paralithodes platypus* в северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 64. С. 34–39.
- Клитин А. К. К вопросу об определении возраста камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Тр. СахНИРО. 2003. Т. 5. С. 133–145.
- Кобликов В. Н., Борилко О. Ю., Пономарев С. С. О росте численности синего краба (*Paralithodes platypus*) в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 16. С. 68–78.
- Кобликов В. Н., Павлючков В. А., Надточий В. А. Бентос континентального шельфа Охотского моря: состав, распределение, запасы // Изв. ТИНРО. 1990. Т. 111. С. 27–38.
- Левин В. С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Ижица, 2001. 198 с.
- Лысенко В. Н. Особенности биологии самок синего краба *Paralithodes platypus* в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2001б. Т. 128. Ч. 2. С. 523–532.
- Лысенко В. Н. Особенности линьки камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на западнокамчатском шельфе // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. 2001а. С. 111–119.
- Лысенко В. Н., Гайдаев В. Э. Рост камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в северной части западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 143. С. 119–127.
- Мельник А. М., Абаев А. Д., Васильев А. Г. и др. Крабы и крабоиды северной части Охотского моря. Магадан: МагаданНИРО, 2014. 198 с.
- Михеев А. А. Возрастная детерминация размерного состава улова на основе разделения смеси вероятностных распределений // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. 2011. Вып. 22. С. 77–91.
- Моисеев С. И., Сологуб Д. О., Слизкин А. Г. и др. Динамика индексов состояния запаса синего краба в западной части Берингова моря в 2005–2021 гг. // Тр. ВНИРО. 2022. Т. 187. С. 18–32. DOI: 10.36038/2307–3497–2022–187–18–32
- Моисеев С. И., Сологуб Д. О., Шагинян Э. Р. Индекс относительной численности как оперативная оценка состояния запаса синего краба в заливе Шелихова Охотского моря // Тр. ВНИРО. 2021. Т. 185. С. 5–21. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–5–21
- Низяев С. А., Букин С. Д., Клитин А. К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2006. 114 с.
- Пинчуков М. А., Беренбойм Б. И. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: ПИНРО, 2003. С. 100–106.
- Соколов В. И., Милютин Д. М. Повреждения ног у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в российской части Баренцева моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами: Сборник научных трудов. Мурманск: Север. 2006. С. 98–100.
- Федотов П. А., Черниенко И. С. Размерный состав и темпы роста самцов синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) в российском секторе Берингова моря // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 196. С. 81–89. DOI: 10.26428/1606–9919–2019–196–81–89
- Черниенко И. С. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 1–25.
- Чернявский В. И. Изменчивость ядра холода и прогноз моря // Океанол. основы биол. продуктив. сев.-зап. части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1992. С. 104–115.
- Шунтов В. П. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр). 2001. Т. 1. 580 с.
- Artemenkov D. V., Klinushkin, S.V., Kharitonov, A.V. et al. Growth Features of Blue King Crab *Paralithodes platypus* in the Northern Part of the Sea of Okhotsk // Russ. J. Dev. Biol. 2022. № 53. P. 333–349. DOI: 10.1134/S1062360422050022
- Filina E. A. Spermatogenesis and physiological maturity of male red king crab (*Paralithodes camtschaticus*, Tilesius 1815) and snow crab (*Chionoecetes opilio* Fabricius, 1788) in the Barents Sea // Marine Biology Research. 2011. V. 7. P. 289–296. DOI: 10.1080/17451000.2010.497188
- Haddon M. Modelling and Quantitative Methods in Fisheries. 2nd ed. London: Chapman & Hall CRC Press, 2011. 449 p.
- Herter H., Daly B., Swingle J.S. et al. Morphometrics, Fecundity, and Hatch Timing of Blue King Crabs (*Paralithodes platypus*) from the Bering Strait // Journal of Crustacean Biology. 2011. V. 31. № 2. P. 304–312. DOI: 10.1651/10–3348.1
- Mildenberger T. K., Taylor M. H., Wolff M. TropFishR: an R package for fisheries analysis with length-frequency data // Methods in Ecology and Evolution. 2017. V. 8. № 11. P. 1520–1527. DOI: 10.1111/2041–210X.12791
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

- Vienna, Austria. 2016. [Electronic resource].— URL: <http://www.R-project.org/> Date of access: 11.02.2022.
- Scrucca L.* GA: A Package for Genetic Algorithms in R // *Journal of Statistical Software*. 2013. V. 53. № 4. P. 1–37. DOI: 10.18637/jss.v053.i04
- Scrucca L.* On some extensions to GA package: hybrid optimization, parallelization and islands evolution. arXiv: 1605.01931. 2016. [Electronic resource].— URL: <http://www.arxiv.org/abs/1605.01931> Date of access: 15.02.2022.
- Taylor M. H., Mildenerger T. K.* Extending electronic length frequency analysis in R // *Fish Manag. Ecol.* 2017. V. 24. P. 330–338. DOI: 10.1111/fme.12232

GROWTH CHARACTERISTICS AND GROWTH POTENTIAL OF THE BLUE KING CRAB *PARALITHODES PLATYPUS* IN THE SEA OF JAPAN

D. V. Artemenkov^{a, *}, O. Yu. Borilko^b, A. N. Deminov^b, D. O. Sologub^a

^a*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),*

Okružhnoy proezd 19, Moscow, 105187 Russia

^b*Pacific branch of VNIRO (Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography), Shevchenko lane 4, Vladivostok, 690091 Russia*

**e-mail: dmitriy.artemenkov@gmail.com*

The blue king crab *Paralithodes platypus* (Brandt, 1851) is a widespread and abundant member of the family Lithodidae in the Pacific Ocean. However, its population size in the Sea of Japan is subject to strong fluctuations. Due to the low abundance of blue crab, its commercial fishery in the Sea of Japan has been prohibited since 2022. Therefore, the aim of the study was to evaluate the growth characteristics and growth potential of the blue king crab in the Sea of Japan relative to other aggregations of this species in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea. The growth was studied according to the literature and our own data, which were collected on counting-trap surveys in the coastal regions of the Sea of Japan in 2011–2014. According to the Bertalanffy equation, male blue king crab in the Sea of Japan reach the carapace width $CW_{inf} = 193.5$ mm, females – 162.1 mm. Comparison results of growth rate of the aggregation in the Sea of Japan showed significant differences with crabs off the Shantar Islands and eastern Sakhalin and did not note statistically significant differences in growth relative to aggregations in Shelikhov Bay and in the Bering Sea. Probably, first of all, such differences are the result of the complex influence of hydrological habitat conditions, food productivity of water areas, as well as competition, both interspecific and intraspecific.

Keywords: blue king crab *Paralithodes platypus*, linear growth, ELEFAN, genetic algorithm, TropFishR, Sea of Japan

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

УДК 575:576:577:591

ОТ РЕГЕНЕРАЦИИ К ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОСОФИИ: РАБОТЫ ПРОФЕССОРА ГАЛИНЫ ПАВЛОВНЫ КОРОТКОВОЙ (1924– 2009), К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

© 2024 г. А. В. Ересковский^{a, b, *}, И. Ю. Долматов^c

^aИнститут биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

^bСредиземноморский институт биоразнообразия и экологии (IMBE), университет Экс-Марселя, ИЦНИ, Марсель, 13007 Франция

^cНациональный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Пальчевского 17, 690041 Россия

*e-mail: aereskovsky@gmail.com

Поступила в редакцию 08.04.2024 г.

После доработки 01.07.2024 г.

Принято к публикации 03.07.2024 г.

Эволюционная биология и биология развития – одни из наиболее динамически развивающихся областей современной биологии. Обе они имеют длительную и бурную историю, особенно в России (СССР). Однако любая наука развивается благодаря конкретными учеными и научными коллективами. В данной статье мы кратко проанализировали основные работы профессора Ленинградского государственного университета Г. П. Коротковой (1924–2009), которые внесли существенный вклад в развитие биологии конца XX столетия. Г. П. Короткова известна своими пионерскими работами в области регенеративной биологии (исследования восстановительных морфогенезов беспозвоночных животных, в первую очередь, губок), эволюционной биологии, философии естественных наук. В статье рассмотрен ее вклад в теоретические аспекты регенеративной биологии и в разработку философских аспектов проблемы целостности, кратко изложены принципы ее оригинальной гипотезы происхождения и фазной эволюции онтогенеза, а также ее взгляды на особенности организации губок (Porifera).

Ключевые слова: история науки, регенерация, губки, эволюция онтогенеза, биология развития, морфогенезы, целостность

DOI: 10.31857/S0475145024010031, EDN: MFECHE

ВВЕДЕНИЕ

60-е – 80-е годы XX столетия очень интересны с точки зрения истории науки, так как именно в это время происходило становление современной биологии развития. В СССР для биологии этого периода характерно значительное отставание в генетических и молекулярно-биологических исследованиях, что является следствием лысенковского разгрома, технического отставания лабораторий и частичной изоляции советских биологов от западных коллег. С другой стороны, в этот период шла очень активная теоретическая работа. В СССР были опубликованы многочисленные статьи и монографии, в которых предлагались различные эволюционные гипотезы, в том числе касающиеся эволюции процессов развития. В биологии развития особое внимание уделялось таким проблемам, как механизмы регенерации, соотношение индивидуальной клетки и организма, целостность развивающегося организма, взаимосвязь процессов развития, а также эволюция эмбриогенеза.

В этот период в СССР появились новые научные центры, работавшие в области изучения механизмов развития животных. Среди них Институт морфологии человека АМН СССР, Институт общей генетики АН СССР, кафедра эмбриологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР и Институт биологии развития АН СССР.

В 1960–1980-е гг. крупнейшим центром по изучению актуальных вопросов биологии развития, сравнительной и экспериментальной эмбриологии была кафедра эмбриологии Ленинградского государственного университета. Эти исследования касались важнейших проблем биологии развития – дифференцировки половых и соматических клеток, относительной роли ядра и цитоплазмы в развитии, бесполого размножения, эволюции онтогенеза. Большие усилия были направлены на изучение регенерации. Данные проблемы разрабатывались в основном на беспозвоночных животных. Лидирующую роль в этих

исследованиях играла профессор Галина Павловна Короткова, которой 20 ноября 2024 г. исполнилось бы 100 лет.

Имя Галины Павловны Коротковой связывают, в первую очередь, с работами в области регенеративной биологии животных. Однако значение научного наследия Г.П. Коротковой выходит далеко за пределы этой области биологии. В отличие от узкоморфологического или узкофизиологического подходов многих эмбриологов того периода, она исходила из глубокого понимания единства и взаимообусловленности всех форм морфогенезов в онтогенезе, гармонического сочетания исторического и физиологического подходов, а также экспериментального и сравнительно-описательного методов, применяя их в эволюционном аспекте. Г.П. Короткова, работая над целым рядом важнейших общебиологических проблем, критически их пересмотрела, высказав по многим из них свою оригинальную точку зрения. В настоящей статье мы рассмотрим основные проблемы биологии развития и общей биологии, в решение которых Г.П. Короткова внесла существенный вклад.

Однако начнем с краткой биографии.

БИОГРАФИЯ Г.П. КОРОТКОВОЙ

Галина Павловна родилась в 1924 г. в селе Орехово Галичского района Костромской области в семье госслужащих. Юность Галины Павловны совпала с тяжелыми военными годами. В последнем предблокадном поезде она с матерью и сестрой уехала из Ленинграда. В эвакуированном Государственном оптическом институте в г. Йошкар-Ола она работала техником-вычислителем. В 1944 г. Г.П. Короткова поступила в Ленинградский государственный университет, который в это время находился в эвакуации в Саратове (рис. 1).

Вся трудовая жизнь Г.П. Коротковой была связана с Ленинградским университетом. Будучи студенткой кафедры генетики и экспериментальной зоологии, она работала лаборантом проф. И.И. Соколова в лаборатории эмбриологии позвоночных. Под руководством крупного эмбриолога проф. П.Г. Светлова, Г.П. Короткова выполнила и опубликовала свои первые исследования, касающиеся чувствительности разных этапов онтогенеза примитивного многощетинкового червя *Dinophilus taeniatus* к различным повреждающим воздействиям (Короткова, Шиффер, 1950 а, б¹). Затем студенческой научной работой Г.П. Коротковой руководил проф. Л.Н. Жинкин.

Окончание обучения Г.П. Коротковой в ЛГУ совпало с печально известной лысенковской сессией ВАСХНИЛ 1948 г. Учебные программы перекраивались, некоторые дисциплины изымались из учебного процесса, многие преподаватели изгонялись из университета. Закончив биолого-почвенный факультет



Рис. 1. Г.П. Короткова. Фотография 1944 г. Саратов.

в 1949 г. по специальности эмбриология, Г.П. Короткова была оставлена в аспирантуре при вновь организованной в этом же году проф. Б.П. Токиным кафедре эмбриологии (рис. 2). В 1952 г. Г.П. Короткова успешно защитила кандидатскую диссертацию, посвященную изучению иммунологического и формообразовательного значения яйцевых оболочек в ходе развития зародыша птиц в рамках развивавшейся в те времена на кафедре концепции эмбрионального иммунитета (Токин, 1955). Г.П. Короткова довольно интенсивно разрабатывала эту тему, свидетельством чего являются 17 опубликованных работ.

С 1953 по 1956 г. Г.П. Короткова работала ассистентом, а с 1956 по 1970 г. — доцентом кафедры эмбриологии ЛГУ (рис. 3). Вначале она читала курс лекций «Сравнительная эмбриология позвоночных», а затем оригинальный спецкурс «Восстановительные морфогенезы», который помнят многие поколения студентов-эмбриологов. Докторская диссертация Г.П. Коротковой (1969) была посвящена вопросам регенерации и соматического эмбриогенеза у губок (тип Porifera). В 1970 г. Г.П. Короткова возглавила лабораторию регенерации и соматического эмбриогенеза (ныне лаборатория онтогенеза), организован-

¹ Ссылки на работы Г.П. Коротковой см. в списке ее публикаций в конце статьи.



Рис. 2. Аспиранты кафедры эмбриологии ЛГУ. Фотография 1948. И. Шиффер, Г. П. Короткова, А. К. Дондуа.

ную на базе Биологического института ЛГУ (рис. 4) (Гонобоблева, 2024).

Научные исследования Г. П. Короткова сочетала с большой педагогической и организационной деятельностью. Она руководила курсовыми, дипломными, аспирантскими работами. За годы работы Г. П. Коротковой была создана своя научная школа с продуктивно работающими учениками – и в Ленинградском университете, и в других научно-исследовательских институтах. Под ее руководством выполнено и защищено около 10 кандидатских диссертаций.

Г. П. Короткова являлась одним из инициаторов и организаторов всесоюзных совещаний эмбриологов, совещаний по проблеме эволюции онтогенеза. При ее активном участии при биолого-почвенном факультете ЛГУ был создан межвузовский «Научный центр структурно-химического анализа», организован филиал кафедры на Белом море, секция биологии развития Ленинградского общества естествоиспытателей, проводились олимпиады студентов. В 1968–1969 гг. Г. П. Короткова исполняла нелегкие обязанности депутата Совета народных депутатов Василеостровского района Ленинграда.

В 1984 г. после смерти проф. Б. П. Токина, Г. П. Короткова возглавляет кафедру эмбриологии ЛГУ, однако в течение последующих двух лет она была лишь исполняющим обязанности заведующего. В 1986 г. после того, как в очередной раз партком университета не утвердил ее кандидатуру в качестве заведующего кафедрой, Г. П. Короткова полностью уходит на пенсию.

Находясь на пенсии, Галина Павловна пишет фундаментальный труд «Регенерация животных», увидевший свет лишь в 1997 г в издательстве С.-Петербургского гос. университета. Эта монография в 2000 году была отмечена Первой премией С.-Петербургского общества естествоиспытателей.

РЕГЕНЕРАТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

Регенерация – одно из самых захватывающих явлений в биологии, но в то же время и одно из самых сложных. Она является непременной частью жизнедеятельности и развития клеточных организмов, однако степень регенеративных способностей у разных организмов сильно различается. В то время как одни организмы способны к регенерации органов и даже всего тела из фрагмента тканей или из диссоциированных клеток, другие обладают очень ограниченными способностями к регенерации.

Современная регенеративная биология представляет собой одно из наиболее активно развивающихся направлений биологии развития, накопившее огромный массив данных по многочисленным растительным и животным объектам. Она также характеризуется интегративным подходом, охватывающим как классические морфологические методы, так и современные подходы молекулярной биологии, транскриптомики и биоинформатики (Bideau, 2021). Эта наука также уделяет огромное внимание эволюционным вопросам: является ли регенерация признаком, свойственным любому организму, или же она представляет собой набор специфических адаптаций к различным обстоятельствам, с которыми сталкиваются животные с разной организацией (Slack, 2017); насколько распространены регенеративные способности в различных филогенетических группах и почему способность к регенерации может затухать или даже исчезать в ходе эволюции (Bely, Nyberg, 2010).

Г. П. Короткова широко известна в мире как выдающийся специалист по восстановительным морфогенезам животных. Ее интересовали не только морфогенезы и клеточные источники регенерации, но и особенности регенерации на разных стадиях онтогенеза животных. Ее работы по регенерации признаны коллегами во всем мире, они стали основой целого направления исследований.

Основным объектом ее исследований были различные виды губок. Помимо них она изучала регенерацию у представителей разных групп животных, в частности, птиц (Короткова, Николаева, 1958; Ко-



Рис. 3. Сотрудники и аспиранты кафедры эмбриологии. Фотография 1953 г. Первый ряд (слева направо): А. П. Крылова, Ф. Н. Еричева, Б. П. Токин, И. И. Соколов, О. М. Иванова-Казас. Второй ряд: Н. С. Габаева, Г. П. Короткова, Ю. А. Остроумецкая, Н. И. Орехова. Третий ряд: М. Ибрагимов, Е. Б. Кричинская, Б. Месарош, Л. С. Приезжева, А. К. Дондуа.

роткова, Шлогина, 1965), книдарий (Короткова, Токин, 1965; Korotkova, Tokin, 1968b, 1969), гребневиков (Короткова, Пылило, 1970), немертин (Журавлева и др. 1970, 1973), нематод (Короткова, Агафонова, 1976).

Обширные сравнительные исследования разных групп животных позволили Г. П. Коротковой сделать ряд обобщений в области теории регенерации. Именно она ввела в употребление термин «восстановительный морфогенез», под которым предложила понимать всю совокупность разнообразных компенсаторных и восстановительных процессов, вызванных повреждением организма (Короткова, 1972). Этот термин используется и в современных исследованиях по регенерации (см.: Долматов, 2020). Г. П. Короткова первой предложила рассматривать регенерацию как многоуровневый процесс, который зависит не только от типа повреждения, но и от сложности организации и стадии жизненного цикла особи (Короткова, 1997). Подобный подход при анализе регенераторных явлений используется до сих пор (Долматов, Машанов, 2007; Videau et al., 2021).

Многолетние экспериментальные и сравнительные исследования морфогенезов у животных привели к созданию Г. П. Коротковой в соавторстве с Б. П. Токиным теории соматического эмбриогенеза (рис. 5) (Токин, 1959; Короткова, Токин, 1979). Согласно авторам этой теории, соматический эмбриогенез — это особый тип развития нового организма из соматических клеток, вышедших при нарушении интеграционных механизмов из-под контроля организма («старой индивидуальности»). Широко известным примером этого явления является развитие животных и растений из конгломерата соматических клеток или из небольшого фрагмента тела. В современной литературе по регенерации животных этот термин продолжает использоваться (Buss, 1983; Carlson, 2007; Исаева, 2010; Ereskovsky et al., 2021). В то же время наблюдается тенденция к замещению термина «соматический эмбриогенез» другим — «whole body regeneration». Однако эти процессы не эквиваленты друг другу: при формировании нового организма из конгломерата клеток (соматический эмбриогенез) и из фрагмента тела, сохраняющего исходную полярность (whole body regeneration), морфогенезы и механизмы их

Таблица 1.
Соотношение различных типов восстановительного морфогенеза с состоянием интегрирующих систем организма (по Короткова, 1997)

Показатели	Типы морфогенезов		
	Регенерация	Увеличение количества макроскопических частей тела, гиперморфозы, гетероморфозы , аддиции, патогенезы	Соматический эмбриогенез
Состояние интеграции организма, при котором осуществляется морфогенез	Сохраняется интеграция организма и исходная морфофункциональная организация	Частичное нарушение интеграция организма и локальное нарушение морфо-физиологической организации	Нарушение интеграции организма
Последствия повреждающего воздействия.	Сохраняется исходная морфологическая ось, полярность и тип симметрии.	Частичное или локальное изменение полярности и типа симметрии.	Исчезновение исходной полярности организма и появление одной или нескольких морфологических осей новых организмов.
Общая характеристика морфогенетической реакции на повреждение	Морфогенез контролируется интегрирующими системами организма.	Морфогенетический процесс не полностью контролируется интегрирующими системами организма.	Морфогенез не контролируется интегрирующими системами организма до тех пор, пока у новых развивающихся организмов не появятся собственные системы интеграции
Примеры восстановительных морфогенезов	1. Заживление ран; 2. Полное или частичное восстановление поврежденных (утраченных) частей тела, органов, тканей, клеток; 3. Регенерационная и компенсаторная гипертрофии; 4. Развитие целых организмов из небольших фрагментов тела с сохранением их полярности.	1. Развитие добавочных к существующим отделов тела (переднего, заднего, брюшного, спинного); 2. Аддиции (развитие добавочных к существующим органов или их частей); 3. Раздвоение или умножение осевых структур; 4. Гетероморфозы (формирование частей тела, органов и тканей, отличных от ожидаемых); 5. Патологические разрастания тканей.	1. Развитие особей из одиночных соматических клеток или из их комплексов; 2. Развитие особей из фрагментов тканей, органов или более крупных частей тела, отделенных от зародыша, личинки или взрослого организма; 3. Изменение полярности целой особи или колонии.
Способы осуществления морфогенезов	Эпиморфоз (формирование новых структур за счёт дедифференцировки старых), морфаллаксис (реорганизация сохранившихся структур и тканей), эндоморфоз (восстановление массы органа без восстановления его формы), компенсаторные процессы.		

регуляция различаются (см.: Ereskovsky et al., 2021). В то же время, некоторые исследователи расширили понятие соматического эмбриогенеза до одного из типов развития, при котором половая линия клеток остается небособленной даже у взрослого животно-

го, а гаметы дифференцируются в ходе всей жизни из стволовых клеток (Blackstone, Jasker, 2003; Rinkevich, 2009; Rinkevich, Rinkevich, 2013). Следует заметить, что наиболее активно термин “соматический эмбриогенез” используется в регенеративной биологии



Рис. 4. Сотрудники лаборатории онтогенеза Биологического института ЛГУ. Фотография 1978 г. Слева направо: неизвестная, Г. П. Короткова, Н. П. Алексеева, И. В. Пылило, С. М. Ефремова, А. Г. Синицина.

растений (см.: Saurabh, Tanmoy, 2015; Loyola-Vargas, Ochoa-Alejo, 2016; Mujib, 2016; Ramírez-Mosqueda, 2022).

Г. П. Короткова совместно с Б. П. Токиным также разработала собственную (и довольно логичную) классификацию типов восстановительного морфогенеза (Короткова, Токин, 1979) (табл. 1). Отличительной особенностью этой классификации является разделение понятий «регенерация», «соматический эмбриогенез» и «патологический морфогенез». С одной стороны, данный подход показывает общность всех этих процессов на уровне морфогенезов, а с другой, предлагает критерии для определения типа реакции организма на повреждающее действие окружающей среды.

Монография Г. П. Коротковой «Регенерация животных» (1997) является выдающимся трудом, вышедшем в трудные для России годы конца 1990-х. К сожалению, она была издана небольшим тиражом всего в 300 экз. и только на русском языке. Эта книга до сих пор является новаторской, поскольку в отличие от многих других монографий, содержащих данные по регенерации животных, материал в ней изложен на основании эволюционного подхода. Организмы анализируются в зависимости от усложнения их строения, начиная с одноклеточных эукариот. Г. П. Коротковой был собран имеющийся материал по всем основным группам животных, от Porifera до

Arthropoda и Chordata. Это одна из немногих монографий в мире, в которой достаточно полно и систематизированно представлены данные по регенерации у беспозвоночных животных. Для каждой группы организмов Г. П. Короткова обязательно анализировала «онтогенетическую динамику регенерационных процессов», что не делалось никем и никогда.

Завершается монография главой, в которой Г. П. Короткова изложила свой взгляд на восстановительные морфогенезы, их происхождение и эволюцию. Она указывала, что для того, «... чтобы понять, каковы пределы восстановительных возможностей каких-либо органов, недостаточно изучения их регенерации на нескольких модельных объектах. Необходимы сравнительные исследования, которые позволяют выяснить как общие закономерности восстановления, так и специфические черты, зависящие от типа организации и способа репродукции» (Короткова, 1997). Это не всегда учитывается современными исследователями регенерации. Важным является вывод о гетерогенности морфогенезов и клеточных источников при регенерации одной и той же части тела в пределах не только класса или отряда животных, но и одного вида. Этот вывод получил свое подтверждение в современных исследованиях на различных группах животных (Костюченко и др., 2016; Reddien, 2018; Ribeiro et al., 2019; Ereskovsky et al., 2020; Долматов, 2020).

ПРИНЦИПЫ ЦЕЛОСТНОСТИ

Проблема целостности во все времена была и остается одной из наиболее актуальных для философской мысли, в том числе для философии науки, поскольку она имеет множество измерений – онтологический, гносеологический, социальный и др. (Солонин, 2013). В 60-е годы XX столетия было опубликовано большое количество статей и монографий, посвященных проблеме целостности. Однако многочисленные попытки философов классифицировать целостные системы были в той или иной мере односторонними, что было связано с отсутствием общего универсального основания для сравнения и разделения материальных систем. Гегель (1937) считал, что таким основанием может быть только само понятие «целое». Эта идея получила свое развитие в творчестве Г. П. Коротковой в виде ее оригинального представления об «идеальном целом».

Г. П. Короткова была ученым широких биологических интересов и эрудиции, поэтому в ее работе естественен был переход от конкретных исследований в область не только эволюционных и эволюционно-эмбриологических проблем, но и в область общей биологии и философии. В монографии «Принципы целостности (к вопросу о соотношении живых и неживых систем)» (1968) Г. П. Короткова обобщила материалы по проблеме целостности, накопленные к тому времени в разных областях науки и в философии (рис. 6). Очень важным явилось указание на то, что целое есть как раз процесс смены различных его уровней, объединяющий качественно несходные состояния целостности. Много внимания в работе уделяется доказательству атрибутивного характера целостности, факту его наличия на самых различных уровнях организации материи. Именно здесь наиболее ярко обнаруживается выход за рамки биологии (и конкретных наук вообще). Попутно указывается на то, что в работах ряда авторов существуют отдельные неточности в оценке целого и целостности (например: Афанасьев, 1964; Югай, 1965). Так, например, единая концепция организации может быть создана только на основе изоморфизма законов, а не на основе изоморфизма элементов, сколь бы текучими и подвижными они не были.

Для классификации целостных объектов Г. П. Короткова вводит новое понятие «идеальное целое», являющееся универсальным эталоном целого приложимым к любому целостным явлениям и объектам. Естественно, автор пытается связать это идеальное целое с наиболее общими характеристиками материальной действительности, в качестве которых были выбраны пространственные и временные соотношения. При этом сразу же получился важный вывод о том, что в сравнении с идеальным целым относительно целостные образования (а сюда относятся все виды реально существующих целостных образований) обнаруживают различные виды тождественности.

Фактически идеальное целое характеризуется возможными вариациями дискретности и непрерывности временной и пространственной компонент, составляющих некое неразрывное единство. При этом удаётся проследить диалектику дискретности и непрерывности в рамках конкретных целостных образований. Г. П. Короткова однозначно приходит к выводу о том, что недопустимой является абсолютизация каких бы то ни было конкретных состояний движущейся материи. Таким образом, пространственно-временное многообразие оказывается замкнутым как идеальное целое и вне его не может быть никаких времён и пространств, а тем самым оставшаяся часть такого идеального целого будет только относительно замкнутой, т.е. её можно рассматривать как открытую систему. Это будет фактически означать, что и делимость целого не будет совпадать с делимостью частей. Вывод этот имеет очень большое значение для биологии.

Согласно Г. П. Коротковой, целое можно представить себе как динамическое взаимодействие многообразных состояний целостности, воплощённых в его частях. Совокупность вне- и внутрисистемных связей обнаруживается как универсальная часть всякого материального объекта. Это значит, что не отдельные связи характеризуют целое, а только процесс их преобразования.

Таким образом, нет смысла говорить, что есть целые и нецелые объекты; речь может идти только о различных состояниях единого для материи свойства целостности, проявляющемся в различных отношениях между совокупностями внутри- и межсистемных связей, преобразующихся по принципу дополнительности. Тогда и среда, и индивид будут существовать только в силу относительной замкнутости материальных явлений. Значит, конечность и неделимость среды и индивида могут быть только относительными.

Эта монография вызвала широкий резонанс не только среди философов, но и среди биологов, работавших в области теоретических аспектов биологии. Галина Павловна неоднократно приглашалась на конференции и дискуссионные собрания по философским проблемам целостности. Ей даже было предложено защитить диссертацию по философии на основе этой монографии.

ГИПОТЕЗА ФАЗНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

Является аксиомой то, что любой организм существует в репродуктивном цикле, поэтому эволюция организмов немислима без преобразования этого цикла и связанных с ним различных морфогенетических процессов (гаметогенеза, эмбриогенеза, бесполого размножения, восстановительных морфогенезов и др.). Поскольку эмбриология длительное время занималась анализом морфогенезов много-



Рис. 5. Г. П. Короткова и Б. П. Токин. Фотография 1973 г.

клеточных существ, то все понятия, связанные с индивидуальным развитием, были созданы именно на основе онтогенеза этих организмов. Однако многие понятия (бластула, гастрюла, зародышевые листки, органогенез и т.п.) не могут быть применены к развитию многоклеточных организмов, не принадлежащих к Metazoa, одноклеточных эукариот и, тем более, прокариот.

Существующие гипотезы эволюции онтогенеза животных и растений преимущественно создавались на основе допущения того, что половое размножение, появившись при возникновении, например, многоклеточных животных, уже никогда не исчезало из их жизненного цикла. Поэтому сопоставлялись только те этапы индивидуального развития, которые имеют место при половой репродукции. Эволюция бесполого размножения и эволюция восстановительных морфогенезов рассматривались как самостоятельные проблемы.

В связи с этим состояние теоретической разработки проблем эволюции онтогенеза нельзя было признать удовлетворительным. Объективными причинами для такого утверждения, прежде всего, была еще очень слабая изученность морфогенетических процессов при репродукции прокариот и одноклеточных эукариотических организмов. Кроме того, гипотезы

эволюции онтогенеза, как правило, не основывались и по сей день не основываются на сравнительном анализе таких обязательных проявлений индивидуального развития, как морфогенезы при бесполом размножении (бластогенез) и восстановительные морфогенезы, хотя все эти процессы составляют неотъемлемую часть жизненного цикла.

Такими образом, указанная неудовлетворенность существующими к тому времени трактовками эволюции онтогенеза побудила Г. П. Короткову создать гипотезу «фазной эволюции онтогенеза» (Короткова, 1979). Основой ее послужили два основных положения: (1) онтогенез обладает целостностью, а целостный процесс не сводим к сумме отдельных его стадий и отдельных морфогенетических актов (Короткова, 1968), и (2) все виды морфогенетических процессов коррелятивно зависят друг от друга (Шмальгаузен, 1982). Новая гипотеза о закономерностях эволюции онтогенеза, развиваемая Г. П. Коротковой, дискуссионна, смела и оригинальна. Согласно этой гипотезе, эволюция онтогенеза организмов независимо от их уровня организации, совершалась как «фазный процесс». Каждая фаза совпадает с возобновлением или утратой бесполого или полового размножения, которые, таким образом, неоднократно возникают в эволюции жизненных циклов, сменяют друг друга или же сосуществуют. Главная особенность этой гипотезы состоит в том, что историческое развитие онтогенеза представляется как непрерывный ряд морфогенетических процессов, наследственно обусловленных и несущих на себе печать прошлой истории вида. Однако эти процессы могут широко варьировать при изменении характера «репродуктивного деления» (термин Г. П. Коротковой). Репродуктивным делением Короткова называет процесс обособления дочернего организма или репродуктивного элемента (в том числе и полового) от родительской особи. Эмбриогенез, связанный с половым размножением, согласно этой гипотезе, есть обязательное, но не единственное звено эволюционирующего онтогенеза. Он может заменяться эмбриогенезом, связанным с партеногенезом, полиэмбрионией (формирование нескольких зародышей из одной зиготы) или агамной репродукцией. В результате создаются условия для фазного преобразования онтогенеза. Взаимозаменяемость различных видов репродукции оказывается возможной за счёт генетической обусловленности фундаментального свойства живых систем — их восстановления и самовоспроизведения после репродуктивного деления или случайных травм. Макроэволюционные преобразования организмов, ведущие к повышению общего уровня их структурной организации, невозможны, с точки зрения Коротковой, без коррелятивных изменений всех видов морфогенетических процессов. Следовательно, и этапы филогенеза, связанные с такими преобразованиями, должны сопровождаться коренной перестройкой структуры индивидуальных циклов развития.



Рис. 6. Г.П. Короткова – работа с корректурой книги «Принципы целостности». Фотография 1968.

Из гипотезы вытекают представления с том, что сравнительный анализ гомологичных стадий развития осуществим только в пределах таксона в ранге типа, также как выводы о параллелизме структур и процессов развития организмов. В отличие от других гипотез, предполагавших преимущественно линейные преобразования онтогенеза с надставочным типом усложнения полового эмбриогенеза, автор обосновывает необходимость включения в филогенетические схемы не только половых, но и агамных, и восстановительных морфогенезов. Бластогенез, полиэмбриония, аутономия (отбрасывание животным при раздражении какого-нибудь органа или части тела) и тому подобные явления имеют большое значение в приспособлении организмов к меняющимся условиям и регулировании численности популяций при частичном или полном подавлении полового размножения. Соматические морфогенезы вносят вклад в усложнение организации особи и в своеобразных формах рекапитулируют при половом эмбриогенезе. Построения автора хорошо иллюстрированы примерами эволюции онтогенеза у разных организмов: от простейших до растений и билатерально симметричных животных.

К сожалению, идеи, высказанные Г.П. Коротковой в этой монографии, не получили широкого

распространения. В первую очередь, это, вероятно, связано с тем, что книга, адресованная в основном, биологам, требует от читателя глубокой философской подготовки, поскольку теоретически она основана на авторской философской концепции о целостности и идеальном целом (Короткова, 1968). Более того, в ней затрагиваются общие проблемы возникновения и эволюции онтогенеза как целого, во всем его разнообразии и на всем спектре биологических объектов от микроорганизмов до высших растений и животных. Тогда как вопросы эволюции онтогенеза традиционно рассматриваются в рамках либо царства животных, либо растений. Также автором были предложены определения ряда понятий, характеризующих биологическую репродукцию, отличные от тех, которыми пользуются эмбриологи, сравнивающие развитие только многоклеточных организмов: что тоже оказалось непростым для восприятия.

Неприятие Коротковой надставочной эволюции развития, традиционной в сравнительной эмбриологии вызвало критику некоторых морфологов и эмбриологов (см: Иванова-Казас, 1984). Тем не менее, идеи, изложенные в монографии, получили развитие в различных исследованиях. Например, Пучковский (1997, 2013) основывает свои эволюционные представления на введенном Коротковой (1979) понятии биоквант как единице дискретности организации и факторе эволюции биосистем. Kovtun (2013) опирается в обосновании ряда своих теоретических представлений на гипотезы, изложенные Коротковой в ее монографии.

Думается, что на нынешнем этапе развития биологии, который характеризуется дальнейшей дифференциацией ее дисциплин, имеется острая необходимость в новом общем подходе к пониманию происхождения и эволюции онтогенеза у живых организмов в целом.

До последних лет своей научной активности Галина Павловна продолжала отстаивать и разрабатывать теоретические основы своей теории фазного характера эволюции онтогенеза (Короткова, 1984, 1985, 1988 а, в, 1990, 1991).

ЭМБРИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА – ЗАРОЖДЕНИЕ EVO-DEVO

В 80–90е годы 20-го столетия появляется новая наука – эволюционная биология развития (Evo-Devo). Рождение Evo-Devo прежде всего связано с выдающимися открытиями в области молекулярной генетики развития. Эти открытия относятся к изучению регуляторных генов, которые определяют план строения организма.

Созданию Evo-Devo способствовало то, что в 70-е годы на фоне внедрения молекулярно-генетических методов в исследование онтогенеза, у эмбриологов накопилась неудовлетворенность упрощенным подходом к анализу процессов развития. Благодаря



Рис. 7. Г. П. Короткова. Фотография 1980 г.

активному развитию Evo-Devo, в настоящее время разрыв между различными биологическими дисциплинами успешно преодолевается в результате внедрения новых методов и методологических подходов.

Именно эта неудовлетворённость побудила Г. П. Короткову и Б. П. Токина опубликовать работу методологического характера «Эмбриология и генетика (Дискуссионные вопросы)» (1977). В работе обсуждаются проблемы, решению которых мешали разрозненность эмбриологии, генетики развития и биохимии. В частности, авторы обсуждают понятия «ген», «признак», «фенотип», «дифференциация», «детерминация», проблему соотношения генотипа и фенотипа. Эволюцию онтогенеза и процессов размножения многоклеточных организмов Г. П. Короткова и Б. П. Токин рассматривают, начиная с этапа молекулярной репродукции (самосборки и самовоспроизведения «комплексов органических макромолекул»), и ранних этапов биологической репродукции («комплексов органических макромолекул, в составе которых имеется пограничная мембрана», прокариотических и эукариотических клеток).

Далее авторы подчеркивают важность комплексных исследований процессов развития, которые не должны ограничиваться только «генетическим» подходом: «Для анализа и понимания тех или иных эта-

пов морфогенеза или репродуктивного цикла живой системы очень вредно противопоставление биохимических и биофизических исследований морфологическим не только с точки зрения их значимости для регистрации последовательности событий....., но и с точки зрения причинного анализа явлений формообразования» (Короткова, Токин, 1977). Очень современно звучит также отрицание необходимости жесткой иерархии в регуляции развития: авторы выступают против «привнесения бюрократических отношений в понимание связей между элементами живых систем» (Короткова, Токин, 1977). Как уже упоминалось, Г. П. Короткову очень интересовала проблема целостности (Короткова, 1968). Идеи о целостности развивающегося организма и механизмах её поддержания высказывались как Галиной Павловной, так и её современниками, работавшими в области биологии развития – И. И. Шмальгаузен и К. Х. Уоддингтоном (Шмальгаузен, 1982; Waddington, 1940). Так, И. И. Шмальгаузен писал: «Существует очень сложная система связей, то есть корреляций, объединяющих все части развивающегося организма в единое целое. Благодаря наличию этих связей,... из яйца образуется не случайный хаос органов и тканей, а планомерно построенный организм с согласованно функционирующими частями» (Шмальгаузен, 1982). Фактически, именно эти идеи легли в основу Evo-Devo.

Необходимость эволюционного подхода к изучению развития, сравнительный анализ развивающихся систем на широком круге модельных объектов, использование морфологического подхода наряду с молекулярно-генетическим, существование сложного паттерна обратных связей между элементами развивающейся системы, обеспечивающего её целостность, – сейчас это общепринятые подходы и идеи, которые входят в парадигму Evo-Devo (см. Hall, 2012; Conceptual change in biology, 2015). Однако при жизни Галины Павловны они вызвали неоднозначную реакцию биологов, впрочем, как и все теоретические работы, вышедшие из-под пера Г. П. Коротковой.

БИОЛОГИЯ, ОРГАНИЗАЦИЯ И РАЗВИТИЕ ГУБОК

Porifera (Губки) – базальная в филогенетическом отношении линия многоклеточных животных, характеризующаяся особой организацией тела: у них отсутствуют органы и системы органов, гомологичные Eumetazoa (кишечник, мышцы, нервы и традиционные нейронные сигнальные системы). Одной из характерных особенностей губок, отличающих их от других животных, является высокая пластичность анатомических и тканевых структур и клеточная дифференциация на протяжении всего жизненного цикла. Различные дифференцированные клетки губки могут трансдифференцироваться, перемещаться

и переключать функции в зависимости от текущих потребностей организма (Gaino et al., 1995; Borisenko et al., 2015; Skorentseva et al., 2023). Таким образом, губка постоянно находится в состоянии перестройки всех своих структур. Этот «хронический морфогенез» способствует росту, регенерации, движению губки и восстановлению соматической ткани после деградации при половом и бесполом размножении. Базальное филогенетическое положение этих животных на протяжении более столетия делает их привлекательным объектом для понимания возникновения и ранней эволюции как самой многоклеточности, так и различных аспектов различных структур, функций и процессов у многоклеточных животных.

Именно губки послужили основным модельным объектом в исследованиях Г.П. Коротковой. Благодаря этим исследованиям Галина Павловна была и остается одним из ведущих мировых авторитетов в области восстановительных морфогенезов у этих просто организованных и древних животных. Ее энтузиазм и организационный талант привели к созданию российской спонгиологической школы. Г.П. Коротковой, ее учениками и сотрудниками были проведены обширные сравнительные исследования морфогенезов при половом размножении и регенерации на разных видах губок, часть из которых нашли свое отражение в коллективной монографии «Восстановительные морфогенезы у губок» (1981).

В этой монографии рассмотрены спорные вопросы, касающиеся организации и особенностей развития губок в связи с гипотезой Г.П. Коротковой о закономерностях эволюции онтогенеза. Многие затронутые в книге и последующих ее статьях проблемы до сих пор находятся в центре оживленных дискуссий эмбриологов и зоологов. Рассмотрим некоторые из них.

Одной из наиболее спорных теоретических проблем организации губок было то, как интерпретировать этих животных: как колонии, модулярные организмы или индивидуумы. В соответствии с гипотезой фазной эволюции онтогенеза (Короткова, 1979, 1991), Г.П. Короткова полагала, что процессы усложнения водоносной системы у губок сопровождались изменением интеграции индивидуумов и были связаны также с включением в жизненный цикл той или иной формы бесполой репродукции. Не доведенное до конца бесполое размножение становилось механизмом роста колонии и обеспечивало на определенном этапе эволюции полимеризацию таких частей водоносной системы, как жгутиковые камеры, участки приводящих и отводящих каналов, оскулярные отделы и т.п. Этап эволюции, в течение которого не доведенный до конца процесс бесполого размножения губок преобразовался в механизм формирования множества элементов водоносной системы, становился, согласно Коротковой, периодом, переходным от одиночного к колониальному типу организации. Этот процесс сопровождался повышением органи-

менной интеграции. Короткова настаивает на том, что переходы от одной однооскулярной (одиночной) формы к другой не могли быть линейными процессами, идущими на основе однотипной структуры жизненного цикла и однотипного морфогенеза. Таким образом, Короткова (1981a, 1988г) приходит к заключению, что губки являются колониями, в состав которых входят зооиды, представленные оскуломом с прилежащими участками водоносной системы.

Однако в последние годы доминирует точка зрения, согласно которой морфологически обособленная губка, независимо от ее конструктивного уровня (аскон, сикон или лейкон) и количества входящих в ее состав оскулюмов, представляет собой индивид (Ересковский, 2003).

Другой проблемой, которую попыталась разрешить Г.П. Короткова, была проблема тканевой организации губок. Среди биологов было и остается популярным представление о том, что у губок отсутствуют типичные ткани и органы, что этим животным свойственна чрезвычайно большая лабильность клеточной дифференцировки (Ereskovsky, Lavrov, 2021).

Г.П. Короткова проанализировала все известные к тому времени данные по цитологии, гистологии, физиологии губок. Она также включила в анализ данные об онтогенетических изменениях в составе различных тканевых систем губок: изменения в ходе эмбрионального и постэмбрионального развития, а также в ходе восстановительных морфогенезов (Короткова, 1981a, 1988г). Ее подход базировался не только на сравнительно-эволюционном анализе тканей многоклеточных животных, но и на гипотезе фазной эволюции онтогенеза (Короткова, 1979, 1991).

Гистология губок к тому времени была разработана недостаточно, и Г.П. Короткова впервые предложила выделить у них два основных типа тканей: эпителиальные и ткани внутренней среды. В состав эпителиев входят пинакодерма и хоанодерма. В состав тканей внутренней среды – опорно-соединительная и защитно-секреторная ткани. Эта классификация тканей губок до сих пор сохраняет актуальность (Ereskovsky, Lavrov, 2021).

В то же время, Г.П. Короткова подчеркивает, что тканевые системы у губок обладают лишь признаками зачаточной тканевой организации, поскольку выполнение присущих им функций возможно лишь в условиях кооперативного взаимодействия этих систем и составляющих их клеток. Именно с этим, по мнению Г.П. Коротковой, связана мультифункциональность тканевых структур и входящих в них клеток. Современные физиологические, молекулярные и ультраструктурные данные подтверждают ее предположение о том, что эпителии губок, особенно пинакодерму, следует расценивать как настоящие эпителии (Leys et al., 2009; Renard et al., 2021).

Г.П. Короткова была, пожалуй, первым исследователем, который сделал попытку классифици-

ровать типы развития губок и проанализировать причины своеобразия онтогенеза этих филогенетически базальных животных. Она впервые предложила оригинальную типизацию развития губок с учетом возможности чередования в жизненном цикле и в филогенезе полового и соматических морфогенезов (Короткова 1981б, 1988). Г.П. Короткова выделила 7 типов развития современных губок. Эта типизация и ее теоретические основы послужили базисом для дальнейшей разработки сравнительной эмбриологии губок (Ересковский, 2005; Ereskovsky, 2010).

В результате анализа данных о репродукции губок и особенностях их жизненных циклов, были выявлены три основных причины особенностей эмбриогенеза и вариабельности соотношения морфогенезов при половом размножении и соматических морфогенезов в жизненных циклах губок, проявляющейся на видовом уровне (Короткова, 1988; Ereskovsky, Korotkova, 1997; Ересковский, Короткова, 1999). Во-первых, это отсутствие в составе тела губок тканей, гомологичных тканям более сложно организованных Metazoa: тканевые системы губок более мультифункциональны, чем у Eumetazoa. У представителей разных групп губок сходные тканевые системы имеют разную организацию и разные формообразовательные потенции, что отражается на особенностях гаметогенеза, эмбриогенеза, соматических морфогенезов и их соотношении друг с другом. Во-вторых, это пластичность клеточной дифференцировки и тканевых систем. Эта особенность обеспечивает сравнительно быструю морфогенетическую реакцию губок на изменение внешней среды, что способствует быстрой смене направленности морфогенетических процессов. В-третьих, – слабая специализация не только соматических, но и половых клеток губок. Это определяет невысокую специализацию процессов гаметогенеза и эмбриогенеза, в результате чего не только соматические клетки, но и гаметоциты, эмбриональные и личиночные клетки при определенных воздействиях способны дедифференцироваться и включаться в другие (соматические) морфогенезы. Причины изменения характера гаметогенеза и взаимоотношения гаметоцитов с соматическими клетками у тех или иных групп губок можно понять лишь в результате изучения всего жизненного цикла (эмбриогенеза, характера ростовых процессов, бластогенеза, редукционных и восстановительных морфогенезов).

Особенность всех теоретических построений Г.П. Коротковой в том, что она никогда не рассматривала то или иное явление или структуру в статике, оторванными от целого организма. Более того, она анализировала их только сквозь призму динамики онтогенеза – не только эмбриогенеза, но и бластогенеза и восстановительных морфогенезов. Кроме того, анализ проводился исключительно в эволюционном аспекте, в том числе на основе ее гипотезы фазной эволюции онтогенеза (Короткова, 1979; 1984, 1988а,

в, 1990, 1991). Этот метод Г.П. Короткова применяла при анализе любого биологического явления.

Всегда деятельная, доброжелательная Г.П. Короткова обладала живым умом и увлекательным оптимизмом (рис. 7). Она отличалась удивительным умением работать, не взирая ни на какие субъективные и объективные трудности. Г.П. Короткова обладала способностью создавать вокруг себя своего рода интеллектуальную турбулентность, вовлекавшую в дискуссии и совместную работу коллег из разных институтов и университетов, помогавших сосредоточиться на решении конкретных задач. Г.П. Короткова служила катализатором научного процесса. При ее руководстве и непосредственном участии получили новое развитие два направления исследований – спонгиология и регенерация беспозвоночных животных, которые активно развиваются до сих пор. Ее работы в области регенерации и соматического эмбриогенеза у губок оказали существенное влияние на развитие исследований, которые проводятся научными группами в ведущих лабораториях мира (Henry, Hart, 2005; Kenny et al., 2017; Lanna, Klautau, 2019; Soubigou et al., 2020; Riesgo et al., 2022; и др.). Они заставили исследователей большее внимание уделять особенностям организации того животного, с которым они работают, а также особенностям той стадии онтогенеза, на которой находится объект исследования.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ГАЛИНЫ ПАВЛОВНЫ КОРОТКОВОЙ

(список составлен в хронологическом порядке)

Монографии

- Короткова, Г.П.*, Методические указания по курсу «Эмбриология животных» для студентов-заочников IV курса биолого-почвенного факультета университета. Ленинград: Изд. Ленингр. Ун-та, 1958.
- Короткова, Г.П.*, Принципы целостности. Ленинград: Изд. Ленингр. Ун-та, 1968.
- Короткова, Г.П.*, Происхождение и эволюция онтогенеза. Ленинград: Изд. Ленингр. Ун-та, 1979.
- Короткова, Г.П., Токин Б.П.*, Эмбриология и генетика. (Дискуссионные вопросы этих наук). Ленинград: Изд. Ленингр. Ун-та, 1977.
- Короткова, Г.П., Анакина, Р.П., Ефремова, С.М., и др.* Морфогенезы у губок. Ленинград: Тр. НИИ Биологии ЛГУ № 33, 1981.
- Короткова, Г.П.*, Регенерация животных. Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997.

СТАТЬИ В ЖУРНАЛАХ И СБОРНИКАХ

- Короткова, Г.П., Шиффер, И.В.*, Морфология развития *Dinophilus taenus*, Докл. АН СССР, 1950а, т. 71, № 1, с. 213–216.
- Короткова, Г.П., Шиффер, И.В.* Чувствительность к вредным воздействиям самцов и самок

- Dinophilus taenus, Докл. АН СССР, 19506, т. 71, № 2, с. 403–406.
- Короткова, Г.П., О некоторых иммунологических свойствах «белка» куриного яйца, Ленинград, 1952, Автореф. канд. дис.
- Короткова, Г.П., Приезжева, Л.С., Вопросы иммунитета эмбрионов, Вестник Ленингр. ун-та, 1952, № 7, с. 3–21.
- Короткова Г.П., О токсических свойствах «белка» и лизоцима куриного яйца по ходу развития, Докл. АН СССР, 1953, т. 42, № 1, с. 197–200.
- Короткова, Г.П., Влияние температуры на протистоцидную активность «белка» и лизоцима куриного яйца, Бюлл. Эксп. Биол. Мед., 1954, № 9, с. 59–61.
- Короткова, Г.П., Об изменении протистоцидных свойств «белка» и лизоцима куриного яйца, Бюлл. Эксп. Биол. Мед., 1955а, № 8, с. 60–64.
- Короткова, Г.П., Действие «белка» куриного яйца на споры и мицелий *Aspergillus niger* и *Penicillium glaucum*, Бюлл. Эксп. Биол. Мед., 1955б, т. 40, № 10, с. 60–63.
- Короткова, Г.П., Дондуа, А.К., Совещание эмбриологов, Архив анат. Гист. Эмбриол., 1955, № 2, с. 86–90.
- Короткова, Г.П., О фунгицидных свойствах белковой оболочки куриного яйца, Бюлл. Эксп. Биол. Мед., 1956а, № 9, с. 63–66.
- Короткова, Г.П., Фунгицидные свойства белковой оболочки куриного яйца в ходе инкубации, Бюлл. Эксп. Биол. Мед., 1956б, т. 42, № 10, с. 69–71.
- Короткова, Г.П., Антибиотические свойства белковой оболочки куриного яйца как фактор иммунитета, Вестник Ленингр. ун-та, 1956в, № 9, с. 43–54.
- Короткова, Г.П., Князева, Р.А., Куриное яйцо и плесневые грибы, Вестник СХ наук, 1956, № 2, с. 107–108.
- Короткова, Г.П., Антибиотические свойства белковой оболочки куриного яйца: (К проблеме иммунитета эмбрионов), Журнал общей биологии, 1957а, т. 18, № 4, с. 275–287.
- Korotkova, G.P., Zum Problem der Embryonalimmunität Antibiotische Eigenschaften der Riweishulle des Hühnereies, Naturwissensch. Beitrage, 1958, № 10, s.1087–1098.
- Короткова, Г.П., Николаева, И.П., О способности к регенерации конечностей куриного эмбриона на разных стадиях развития, Науч. Докл. Высш. Школы. Биол. Науки, 1958, № 3, с. 66–70.
- Короткова, Г.П., Куриное яйцо и биотические факторы среды, Тр. Ленингр. Об-ва естествоисп., 1959а, Т. 70, Вып. 1, с. 48–49.
- Короткова, Г.П., Антибиотические свойства белковой оболочки куриного яйца в отношении микроорганизмов, патогенных для кур, Вестник Ленингр. ун-та, 1959б, № 3, с. 76–82.
- Короткова, Г.П., Рецензия на книгу А.Г. Кнорре «Краткий очерк эмбриологии человека с элементами общей и сравнительной и экспериментальной эмбриологии», Арх. Анат. Гист. Эмбриол., 1960, № 6, с. 113–115.
- Короткова, Г.П., Волкова, Г.А., Эксперименты по регенерации пресноводных губок, Вестн. Ленингр. ун-та. 1960, Сер. биол., Вып. 2. № 9, с. 125–130.
- Короткова, Г.П., Регенерация и клеточное размножение у известковой губки *Leucosolenia complicata* Mont., Вестник Ленингр. ун-та, 1961а, Вып. 4, № 21, с. 39–50.
- Короткова, Г.П., Регенерация и клеточное размножение у известковой губки *Leucosolenia complicata* Mont., Вестн. Ленингр. ун-та, 1961б, Сер. биол. Вып.4., № 21, с. 39–50.
- Korotkova, G.P., Regeneration and somatic embryogenesis in the calcareous sponge *Leucosolenia complicata* Mont., Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 1961, vol. 11, № 3, pp. 315–334.
- Короткова, Г.П., Регенерация и соматический эмбриогенез у колониальной кремнеугольной губки *Halichondria panicea* Pallas, Вестн. Ленингр. ун-та, 1962а, Сер. биол. Вып.3. № 15. с. 33–45.
- Короткова, Г.П., Характер восстановительных процессов у губок в зависимости от уровня их интеграции, Тр. Ленингр. Об-ва естествоисп., 1962б, Т. 74, Вып. 1, с. 55–57.
- Korotkova, G.P., Behaviour of the cellular elements in the calcareous sponge *Leucosolenia complicata* Mont. during regeneration, Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 1962, vol. 13, № 1, pp. 1–30.
- Короткова, Г.П., Регенерация и соматический эмбриогенез у известковых губок типа сикон, Вестн. Ленингр. ун-та, 1963а, Сер. биол. Вып. 1, № 3, с. 34–47.
- Короткова, Г.П., Зависимость восстановительных процессов у губок от характера и уровня интеграции, Журн. общ. биол., 1963б, т. 24, № 6, с. 445–453.
- Korotkova, G.P., On the types of restoration processes in sponges, Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 1963в, vol. 13, № 4, pp. 389–406.
- Korotkova, G.P., Gelihovskaia M.A., Recherches expérimentales sur le phénomène de polarité chez les éponges calcaires du type ascon, Cahiers biol. mar., 1963, vol. 4, pp. 47–59.
- Короткова, Г.П., Куриное яйцо и биотические факторы среды, В сб.: Проблемы современной эмбриологии, 1964, Москва, Изд. МГУ, с. 355–360.
- Короткова, Г.П., Ефремова, С.М., Каданцева, А.Г., Особенности морфогенеза при развитии *Sycon lingua* из небольших кусочков тела, Вестн. Ленингр. ун-та, 1965, Сер. биол. Вып. 4., № 21, с. 14–30.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П., О реакции губок и кишечнополостных на бета-облучение, Радиобиология, 1965, т. 5, № 2, с. 190–197.
- Короткова, Г.П., Шлогина, К.В., Регулятивные свойства передней конечности четырех- и пятиднев-

- ных куриных эмбрионов, Архив Анат. Гист. Эмбр., 1965, т. 48, № 2, с. 17–24.
- Короткова, Г.П., Желиховская, М.А.*, Влияние канцерогенных веществ на известковых губок, Вестн. Ленингр. ун-та. 1966, № 9, с. 33–43.
- Короткова, Г.П.*, О классификации и эволюции регуляторных процессов, Жур. Общ. Биол., 1968, т. 29, № 5, с. 515–528.
- Korotkova, G.P., Tokin, B.P.*, Stimulation of the process of somatic embryogenesis in some Porifera and Coelenterata. I. Effect of cancerogenic agents on some Porifera, Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 1968a, vol. 19, № 4, pp. 465–474.
- Korotkova, G.P., Tokin B. P.*, Stimulation of the process of somatic embryogenesis in some Porifera and Coelenterata. II. Provocation of somatic embryogenesis in *Laomedea flexuosa* Hinks by colchicine and mechanical injuries, Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 1968b, vol. 20, № 2, pp. 35–42.
- Короткова, Г.П.*, Особенности морфогенеза при развитии известковой губки *Leucosolenia complicata* Mont. из небольших участков стенки тела, Вестн. Ленингр. ун-та, 1969, Сер. биол. Вып. 3, № 15, с. 15–22.
- Короткова, Г.П., Никитин, Н.С.*, Сравнительно-морфологический анализ регенерации и соматического эмбриогенеза у кремнеуговой губки *Halichondria panicea*, В сб. Восстановительные процессы и иммунологические реакции. Морфологические исследования на разных стадиях развития морских животных, Токин, Б.П., Ред., Ленинград, Изд. Наука, 1969а, с. 9–16.
- Короткова Г.П., Никитин, Н.С.*, 1969б, Особенности морфогенеза при развитии кремнеуговой губки *Halichondria panicea* из небольшого фрагмента тела, Восстановительные процессы и иммунологические реакции, Морфологические исследования на разных стадиях развития морских животных, Токин, Б.П., Ред., Ленинград, Наука, 1969б, с. 17–26.
- Korotkova, G.P., Tokin, B.P.*, Stimulation of the process of somatic embryogenesis in some Porifera and Coelenterata. III. Effect of irradiation on the formative processes in Sponges and Coelenterata, Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 1969, vol. 20, № 2, pp. 141–152.
- Короткова, Г.П.*, О принципах целостности в биологических исследованиях, Вестн. Ленингр. ун-та, 1970а, Сер. биол. Вып. 2, № 9, с. 41–52.
- Короткова, Г.П.*, Регенерация и соматический эмбриогенез у губок, Докл за 1-е полугодие 1968 г. Моск. Об-во исп. Природы, 1970б, Москва, с. 19–21.
- Korotkova, G.P.*, Étude morphologique comparée du développement des éponges à partir de cellules dissociées, Cahiers Biol. mar., 1970а, vol. 11, pp. 325–354.
- Korotkova, G.P.*, Regeneration and somatic embryogenesis in sponges. In: The biology of the Porifera, Fry, W. G. Ed., London, Academic Press, 1970b, pp. 423–436.
- Журавлева, Н.Г., Короткевич, В.С., Короткова, Г.П.*, Восстановительные морфогенезы у немертин, Архив анат. гистол. эмбриол., 1970, т. 41, № 7, с. 12–22.
- Короткова, Г.П., Пылило, И.В.*, Регенерационные явления у личинок гребневиков, Вестн. Ленингр. ун-та, 1970, Сер. биол. Вып. 1, № 3, с. 21–28.
- Короткова Г.П.* 1971а. Рецензия на книгу Ч. Бодемер «Современная эмбриология», Архив анат. гистол. эмбриол. т. 73, № 12, с. 119–121.
- Короткова Г.П., Шехтман А.В.* Культура стерильных губок, Научн. Докл. Высш. Школы. Биол. Науки. 1971, № 8, с. 128–131.
- Короткова Г.П.*, Морфогенетические регуляции, их эволюция и классификация, Труды Ленингр. О-ва естествоисп. 1972а, т. 78, вып. 4, с. 43–73.
- Короткова, Г.П.*, Сравнительно-морфологическое исследование развития губок из диссоциированных клеток, Труды Ленингр. О-ва естествоисп. 1972б, т. 78, вып. 4, с. 74–109.
- Короткова, Г.П.*, Регенерация частей тела у известковой губки *Sycon lingua*, Труды Ленингр. О-ва естествоисп. 1972в, т. 78, вып. 4, с. 155–170.
- Журавлева, Н.Г., Короткевич, В.С., Короткова, Г.П.*, 1973, Восстановительные морфогенезы у молодых и взрослых немертин, В кн.: Морфогенетические процессы при бесполом размножении, соматическом эмбриогенезе и регенерации, Токин Б.П. Ред., Ленинград, Изд. Ленингр. ун-та, с. 105–126.
- Короткова Г.П., Мовчан Н.А.*, Особенности защитно-регенерационных процессов губки *Halisarca dujardini*, Вести. Ленингр. ун-та, 1973, № 21, с. 16–25.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П.*, Явления дифференциации и дедифференциации в ходе полового и соматического эмбриогенеза, В кн.: Дедифференцирование в процессе регенерации. Москва, Изд. МГУ, 1973, с. 14–33.
- Короткова, Г.П., Чинарева, И.Д.*, Особенности развития зародышей байкальской губки *Baicalospongia bacillifera* (Dyb). вне материнского организма, В Кн.: Морфогенетические процессы при бесполом размножении, соматическом эмбриогенезе и регенерации. Токин, Б.П., Ред., Ленинград, Изд. Ленингр. ун-та, 1973, с. 77–87.
- Короткова, Г.П., Соколова, Е.Л.*, Зависимость формообразовательных потенциалов хоаноцитов известковой губки *Leucosolenia complicata* от клеточного состава развивающегося конгломерата, В кн.: Морфогенетические процессы при разных типах размножения и в ходе регуляций, Токин,

- Б.П., Ред., Ленинград, Изд. Ленингр. ун-та, 1974, с. 118–133.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П.*, Явления дифференциации и ледифференциации в ходе полового и соматического эмбриогенеза, В кн.: Морфогенетические процессы при разных типах размножения и в ходе регуляций, Токин, Б.П., Ред., Ленинград, Изд. Ленингр. ун-та, 1974а, с. 5–19.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П.*, Понятие «Дифференциация» в современной биологии, Архив анат. гистол. эмбриол., 1974б, т. 64, № 1, с. 102–111.
- Короткова, Г.П.*, Принципы целостности в биологии, Вестн. Ленингр. ун-та. 1975, Сер. биол. Вып. 3 № 15, с. 128–130.
- Короткова, Г.П., Апалькова, Л.В.*, Оогенез баренцево-морской губки *Halisarca dujardini* Johnston, В кн.: Вопросы сравнительной и экспериментальной морфологии морских организмов, Токин, Б.П., Ред., Апатиты, Изд. Кольского фил-ла АН СССР, 1975, с. 9–26.
- Айзенштадт, Т.Б., Короткова, Г.П.*, Исследование оогенеза у морской губки *Halisarca dujardini*. II. Фагоцитарная активность ооцитов и вителлогенез, Цитология, 1976, т. 18, № 7, с. 818–823.
- Короткова, Г.П., Агафонова, Л.А.*, Экспериментально-морфологическое исследование восстановительных способностей нематоды *Pontonema vulgaris*, Архив анат. гистол. эмбриол., 1976, т. 41, № 7, с. 90–98.
- Короткова, Г.П., Айзенштадт, Т.Б.*, Исследование оогенеза у морской губки *Halisarca dujardini*. I. Происхождение ооцитов и ранние стадии развития ооцитов, Цитология, 1976, т. 18, № 5, с. 549–555.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П.*, Эмбриология и генетика. Вопросы соотношения этих наук, Биол. Науки. Докл. Высш. Школы, 1976а, № 2, с. 21–35.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П.*, Эмбриология и генетика. О синтезе эмбриологии и генетики, Биол. Науки. Докл. Высш. Школы, 1976б, № 3, с. 7–20.
- Токин, Б.П., Короткова, Г.П.*, К. Бэр и современная эмбриология, В кн.: *Folia Vaeriana*. V. 3. Бэр и развитие естествознания, Сутт, Т., Ред., Таллин, Изд. Валтус, 1978, с. 107–112.
- Korotkova, G.P.*, Peculiarities of somatic embryogenesis in Porifera. In: *Biologie des Spongiaires*, Lévi, C., Boury-Esnault, N., Eds., Paris, Ed. CNRS, 1979, t. 291, pp. 53–58.
- Короткова, Г.П., Токин, Б.П.*, О закономерностях эволюции восстановительных морфогенезов. Биол. науки. 1979, № 11, с. 5–17.
- Короткова, Г.П.*, Общая характеристика организации губок, В кн. Морфогенезы у губок, Короткова, Г.П., и др. Ред., Труды Биол. ин-та ЛГУ, 1981а, № 33. с. 5–51.
- Короткова, Г.П.*, 1981б. Половой эмбриогенез губок и закономерности его эволюции. В кн. Морфогенезы у губок, Короткова, Г.П., и др. Ред., Труды Биол. ин-та ЛГУ, 1981а, с. 108–136.
- Короткова, Г.П.*, Эволюция восстановительных морфогенезов, В сб.: Современные проблемы регенерации. Материалы Второй Всесоюзной школы молодых ученых и специалистов по современным проблемам регенерации, Билич Г.Л. Ред. Изд. Марийского ун-та, Йошкар-Ола. 1982, с. 36–41.
- Короткова, Г.П., Ермолина, Н.О.*, Период развития личинки *Halisarca dujardini* (Demospongia), Зоол. журн., 1982, т. 61, Вып. 10, с. 1472–1479.
- Короткова, Г.П., Попов, Д.В.*, Научная дискуссия «за круглым столом» по проблемам эволюции онтогенеза, Онтогенез, 1983, т. 14, № 5, с. 563–565.
- Короткова, Г.П., Суходольская, А. Н., Красюкевич, Т.Н.*, Особенности морфогенеза при развитии *Halisarca dujardini* из небольшого фрагмента тела, Вестн. Ленингр. ун-та, 1983, Сер. биол. Вып. 2., № 9, с. 41–46.
- Короткова, Г.П.*, Нерешенные проблемы эволюции онтогенеза, В кн.: Эволюционные идеи в биологии, Полянский, Ю.И., Ред., Ленинград, Изд-во Ленингр. Ун-та. 1984, с. 56–71.
- Короткова, Г.П., Ересковский, А.В.*, Особенности дробления яйца беломорской губки *Halisarca dujardini* Johnston, Вестн. Ленингр. ун-та. 1984, № 21, с. 36–42.
- Короткова, Г.П.*, Коррелятивная изменчивость половых и соматических морфогенезов в эволюционном процессе, В кн.: Вопросы эволюции онтогенеза, Москва, Наука, 1985, с. 19–25.
- Короткова, Г.П., Ермолина, Н.О.*, Участие специализированных амебоцитов в половом эмбриогенезе беломорской губки *Halisarca dujardini* Johnston, Биол. науки, 1986а, № 5. с. 48–53.
- Короткова, Г.П., Ермолина, Н.О.*, Деструкция зародышей в репродуктивный период у беломорской губки *Halisarca dujardini* Johnston (Demospongiae), Вестн. Ленингр. ун-та, 1986б, Сер. 3, Вып. 4, с. 104–106.
- Короткова, Г.П.*, Морфо-функциональные аспекты регуляции морфогенетических процессов, В кн.: Современные проблемы регенерации. Фармакологическая регуляция регенерации, Билич, Г.Л., Колла, В.Э., Ред., Йошкар-Ола, Изд-во Марийского гос. Ун-та, 1987, с. 33–47.
- Короткова, Г.П.*, Интеграционные механизмы и морфогенез (к проблеме эволюции онтогенеза), Журн. Общ. Биол. 1988а, т. 79, № 4, с. 464–475.
- Короткова, Г.П.*, Научное творчество Б.П. Токина, В кн.: Б.П. Токин – ученый и гражданин. Тр. Ленингр. Об-ва естествоисп, 1988б, т. 86, № 1, с. 50–79.
- Короткова, Г.П.*, Новые подходы к изучению эволюции онтогенеза, В кн.: Дарвинизм: история и современность, Колчинский, Э.И., Полянский, Ю.И., Ред., Ленинград, Наука, 1988в, с. 145–151.

- Короткова, Г.П.*, Своеобразие организации и типов развития губок, Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Ред. Колтун, В.М., Степаньянц, С.Д., Ленинград, Изд-во Зоол. Ин-т АН СССР, 1988г, с. 35–40.
- Анакина, Р.П., Короткова, Г.П.*, Сперматогенез ба-ренцевоморской известковой губки *Leucosolenia complicata* (Mont.) *Calcispongia, Leucosoleniida*), Онтогенез, 1989, т. 20, № 1, с. 77–85.
- Короткова, Г.П.*, Эволюция онтогенеза – системный процесс, В кн.: Организация, интеграция и регуляция биологических систем. Серавин, Л.Н., Ипатов, В.С., Черныш, С.И., Ред., Труды БИНИИ, 1990, № 41, Изд. ЛГУ. С. 24–42.
- Короткова, Г.П.*, Принципы целостности и эволюция онтогенеза, В кн.: Современная эволюционная морфология, Воробьева, Э.И., Вронский, А.А., Ред., Киев, Наук. думка, 1991, С. 118–129.
- Ereskovsky, A.V., Korotkova, G.P.*, About the causes of the peculiarity of the sponge embryogenesis. In: Modern problems of poriferan biology. Ereskovsky, A.V., Keupp, H., Kohring, R., Eds., Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, Berlin, 1997, E20. pp. 25–33.
- Ересковский, А.В., Короткова, Г.П.*, О причинах своеобразия онтогенеза у губок (Porifera), Жур. Общ. Биол., 1999, т. 60, № 3, с. 318–331.
- ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ**
- Короткова, Г.П.*, Антибиотические свойства белковой оболочки куриного яйца, В сб.: I Всесоюзного совещания эмбриологов. Тез. Докл. 1955а. Москва, с. 171–173.
- Короткова, Г.П.*, Антибиотические свойства белковой оболочки, В сб.: Проблемы современной эмбриологии. Тр. I Всероссийского совещания эмбриологов. Москва, 1956б, с. 323–325.
- Короткова, Г.П.*, Куриное яйцо и биотические факторы среды, В сб.: Второе совещание эмбриологов СССР: 28 января – 5 февраля 1957 г.: Тезисы докладов.– Москва, Изд-во Моск. ун-та, 1957, с. 89–90.
- Короткова, Г.П.*, Эксперименты по регенерации губок, Науч. В сб.: Конф. Ленингр. Уни-та. Изд ЛГУ. 1959.
- Короткова, Г.П.*, Регенерация и соматический эмбриогенез у губок, В сб.: IV Совещание эмбриологов, Москва, Изд МГУ, 1963, с. 88–89.
- Короткова, Г.П.*, Современные представления об особенностях тканевой организации у губок, В сб.: VII Всесоюзн. Съезд АГЭ. Тезисы. 1966, с. 93.
- Короткова, Г.П., Злотникова, Г.Д., Тугоци, Н.Б.*, Радиочувствительность у пресноводных губок, В сб.: Проблемы радиочувствительности. 1968, Л. Тезисы.
- Короткова, Г.П.*, Соматический эмбриогенез, В сб.: V Всесоюзное совещание эмбриологов. Тезисы докладов. 1975, Москва Изд., МГУ, с. 92–93.
- Короткова, Г.П., Баденко, Л.Л., Иванова, Л.В., Качурин, А.Л., Колодяжный, С. Ф.* Анализ формообразовательных движений агрегатов соматических клеток пресноводной губки, В сб.: Демонстрации на IX Межд. Эмбр. Конф. 1969, Москва Изд., МГУ, с. 8–9.
- Короткова, Г.П.*, Соматический эмбриогенез, его особенности и соотношение с другими типами морфогенезов, В сб.: Механизмы регенерации и клеточного деления, 1971, Изд. Медицина. Д., с. 73–74.
- Токин, Б.П., Короткова, Г.П.*, 1978, К. Бэр и современная эмбриология, В сб.: Конф. Посвященная память К. Бэра. Тез. Докладов. Тарту, с. 37–39.
- Короткова, Г.П.*, Об эволюции восстановительных морфогенезов, В сб.: Фармакологическая регуляция регенерационных процессов. 1979, Тез. Конф. Йошкар-Ола, с. 87–88.
- Короткова, Г.П.*, Закономерности эволюции онтогенеза, В сб.: VI Всесоюзн. Совещ. Эмбриологов. 1981, Тез докл. Москва, Наука, с. 94.
- Короткова, Г.П.*, Особенности макроэволюции онтогенеза, Онтогенез, 1986, т. 17, № 4, с. 430.
- Короткова, Г.П., Ермолина, Н.О., Павлова, Г.А.* К вопросу об участии соматических клеток в половом эмбриогенезе у губок, В сб.: Закономерности индивидуального развития живых организмов. Материалы VII Всесоюзн. Совещ. Эмбриологов. 1986, Ч. 2, Москва, Изд. Наука, с. 22–23.
- Korotkova, G.P.*, The integrative systems and the evolution of ontogenesis, In: Towards a new synthesis in evolutionary biology, Mlikovsky, J., Novak, V.J.A., Eds., Praha. 1987, pp. 155–156.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят глубокую благодарность Ю.А. Краус (Институт биологии развития) за конструктивные замечания и помощь в написании статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН № ГЗ 0088–2021–00202022 г.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящий обзор не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ВКЛАД АВТОРОВ

Авторы внесли одинаковый вклад в подготовку и написание текста обзора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев, В.Г.*, Проблема целостности в философии и биологии. Москва, Мысль, 1964. 416 с.
- Гегель, Г.*, Сочинения. Т. 5. Москва, Соцэкгиз, 1937, 716 с.
- Гонобоблева, Е.Л.*, Эмбриологические научно-исследовательские лаборатории Санкт-Петербургского государственного университета в годы после Великой Отечественной войны и до конца 90-х годов XX века: «советский» период, Истор-биол. исслед., 2024, Т. 16, № 1, с. 155–202. DOI 10.24412/2076–8176–2024–1–155–202
- Долматов, И.Ю.*, Вариативность механизмов регенерации у иглокожих, Биология моря, 2020, Т. 46, № 6, с. 363–376.
- Долматов, И.Ю., Машанов, В.С.*, Регенерация у голотурий. Владивосток, Дальнаука, 2007, 212 с.
- Ересковский, А.В.*, Сравнительная эмбриология губок. С.-Петербург. Изд. С.-Петербург. Унив., 2005, 304 с.
- Иванова-Казас, О.М.*, О некоторых спорных вопросах эволюционной эмбриологии, В кн. Эволюционные идеи в биологии, Полянский, Ю.И., Ред. Ленинград, Изд.: Ленингр. Ун-та. 1984, с. 44–56.
- Исаева, В.В.*, Разнообразие онтогенезов у животных с бесполом размножением и пластичность раннего развития, Онтогенез, 2010, Т. 41, № 5, С. 340–352.
- Костюченко, Р.П., Козин, В.В., Купряшова, Е.Е.*, Регенерация и бесполое размножение у аннелид: клетки, гены и эволюция, Изв. РАН. Сер. биол., 2016, Т. 43, № 3, с. 231–241.
- Пучковский, С.В.*, Дискретность потоков жизни во времени: эволюционное значение биоквантов, Сибирский экол. журн., 1997, Т. 6, с. 553–558.
- Пучковский, С.В.*, Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск, Изд-во «Удмуртский университет», 2013, 444 с.
- Солонин, Ю.Н.*, Учение о целостности в перспективе новой методологической парадигмы, Философские науки, 2013, № 10, с. 8–23.
- Токин, Б.П.*, Иммуниет зародышей. Ленинград, Изд-во Ленинградского университета, 1955, 97с.
- Токин, Б.П.*, Регенерация и соматический эмбриогенез. Ленинград, Изд-во Ленинградского университета, 1959, 269 с.
- Шмальгаузен, И.И.*, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Москва, Наука, 1982, 383 с.
- Югай, Г.А.*, Диалектика части и целого. Алма-Ата, Наука, 1965, 171с.
- Bely, A.E., Nyberg, K.G.*, Evolution of animal regeneration: re-emergence of a field, Trends Ecol Evol., 2010, V. 3, pp. 161–170.
- Bideau, L., Kerner, P., Hui, J., Vervoort, M., Gazave, E.*, Animal regeneration in the era of transcriptomics, Cell. Mol. Life Sci., 2021, V. 78, pp. 3941–3956.
- Blackstone, N.W., Jasker, B.D.*, Phylogenetic considerations of clonality, coloniality, and mode of germline development in animals, J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol., 2003, V. 297, pp. 35–47.
- Borisenko, I.E., Adamska, M., Tokina, D.B., Ereskovsky, A.V.*, Transdifferentiation is a driving force of regeneration in *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Porifera), PeerJ, 2015, 3: e1211. <https://doi.org/10.7717/peerj.1211>
- Buss, L.W.*, Evolution, development, and the units of selection, Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 1983, V. 80, pp. 1387–1391.
- Conceptual change in biology, Love, A.C., Ed., Dordrecht, Springer, 2015, 490 p.
- Ereskovsky, A.V.*, The Comparative Embryology of Sponges. Springer-Verlag, Dordrecht Heidelberg London New York, 2010, 329 p.
- Ereskovsky, A., Borisenko, I.E., Bolshakov, F.V., Lavrov, A.I.*, Whole-body regeneration in sponges: diversity, fine mechanisms and future prospects, Genes, 2021, V. 12, 506. <https://doi.org/10.3390/genes12040506>
- Ereskovsky, A.V., Tokina, D.B., Saidov, D.M., Baghdiguian, S., Le Goff, E., Lavrov, A.I.*, Transdifferentiation and mesenchymal-to-epithelial transition during regeneration in Demospongiae (Porifera), J. Exp. Zool. Part B: Mol. Dev. Evol., 2020, V. 334, pp. 37–58. DOI: 10.1002/jez.b.22919.
- Ereskovsky, A., Lavrov, A., Porifera*, In: Invertebrate Histology, LaDouceur, E.E.B., Ed John Wiley & Sons, Inc. 2021, pp. 19–54. <https://doi.org/10.1002/9781119507697.ch2>
- Gaino, E., Manconi, R., Pronzato, R.*, Organizational plasticity as a successful conservative tactics in sponges, Animal Biology, 1995, V. 4. pp. 31–43.
- Hall, B.K.*, Evolutionary developmental biology (Evo-Devo): Past, present, and future, Evolution: Education and outreach, 2012, V. 5. pp. 184–193.
- Kovtun, M.F.* Ontogenesis: a phenomenon and a process (on the problem of the evolution of ontogenesis), Vestnik zoologii, 2013, V. 47. pp. 1–10.
- Leys, S.P., Nichols, S.A., Adams, E.D.M.*, Epithelia and integration in sponges, Integr. Comp. Biol., 2009, V. 49, pp. 167–177.
- Loyola-Vargas, V.M., Ochoa-Alejo, N., (Eds.)*. Somatic Embryogenesis: Fundamental Aspects and Applications, Springer International Publishing,

- Switzerland, 2016, 506 p. DOI 10.1007/978-3-319-33705-0.
- Mujib A. (Ed.). *Somatic Embryogenesis in Ornamentals and Its Applications*, Springer, India, 2016, 267 p. DOI 10.1007/978-81-322-2683-3_1.
- Ramírez-Mosqueda, M.A. (Ed). *Somatic Embryogenesis, Methods in Molecular Biology*, V. 2527, Humana, New York, NY, 2022, 276 p. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-2485-2_1
- Reddien, P.W., The cellular and molecular basis for planarian regeneration, *Cell*, 2018, V. 175. pp. 327–345.
- Renard, E., Le Bivic, A., Borchiellini, C., Origin and Evolution of Epithelial Cell Types. In: Origin and Evolution of Metazoan Cell Types, Leys S., Hejnal, A., Eds. Taylor & Francis Group, LLC. 2021. pp. 94–119.
- Ribeiro, R.P., Ponz-Segrelles, G., Bleidorn, C., Aguado, M.T., Comparative transcriptomics in Syllidae (Annelida) indicates that posterior regeneration and regular growth are comparable, while anterior regeneration is a distinct process, *BMC Genomics*, 2019, V. 20, 855. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6223-y>
- Rinkevich B., Stem cells: autonomy interactors that emerge as causal agents and legitimate units of selection, In: *Stem cells in marine organisms*, Rinkevich, B., Matranga, V., Eds. Dordrecht, Springer, 2009, pp. 1–20.
- Rinkevich, B., Rinkevich, Y. The “Stars and Stripes”. Metaphor for Animal Regeneration-Elucidating two fundamental strategies along a continuum, *Cells*, 2013, V. 2, pp. 1–18. DOI:10.3390/cells2010001.
- Saurabh, B., Tanmoy, B. *Somatic Embryogenesis and Organogenesis*, *Modern Applicat. Plant Biotechnol, Pharmac. Sci*, 2015. pp. 209–230. DOI: 10.1016/B978-0-12-802221-4.00006-6
- Skorentseva, K.V., Bolshakov, F.V., Saidova, A.A., Lavrov, A.I. Regeneration in calcareous sponge relies on ‘pursestring’ mechanism and the rearrangements of actin cytoskeleton, *Cell and Tissue Research*, 2023, V. 394, pp. 107–129. DOI: 10.1007/s00441-023-03810-5.
- Slack, J.M.W., Animal regeneration: ancestral character or evolutionary novelty? *EMBO Reports*, 2017, V. 18, pp. 1497–1508.
- Waddington, C.H., *Organisers and genes*. Cambridge, University Press. 1940. 160 p.

FROM REGENERATION TO THE EVOLUTION OF DEVELOPMENT AND PHILOSOPHY: THE WORK OF PROFESSOR GALINA KOROTKOVA (1924–2009), ON THE 100TH ANNIVERSARY OF HER BIRTH

A. V. Ereskovskya^{a, b, *}, I. Yu. Dolmatov^c

^a*Koltzov Institute of Developmental Biology RAS, Moscow, 119334 Russia*

^b*IMBE, CNRS, IRD, Aix Marseille University, Station Marine d’Endoume, Rue de la Batterie des Lions, Marseille, 13007 France*

^c*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

* e-mail: aereskovsky@gmail.com

Evolutionary and developmental biology are among the most dynamically developing areas of modern biology. Both have a long and turbulent history, especially in Russia (USSR). However, any science develops thanks to the breakthrough research of individual scientists and scientific teams. In this paper, we briefly analyzed the main theoretical works of Leningrad State University professor G. P. Korotkova (1924–2009), who made a significant contribution to general biology at the end of the twentieth century. G. P. Korotkova is known for her pioneering work in the field of regeneration of invertebrate animals and, first of all, sponges, evolutionary and philosophical aspects of biology. In particular, her contribution to the theoretical aspects of regenerative biology, to the development of philosophical aspects of the problems of wholeness considered. The principles of her original hypothesis of the origin and phase evolution of ontogenesis are briefly outlined, as well as her ideas regarding the theoretical aspects of the biology and organization of sponges (Porifera).

Keywords: history of science, regeneration, sponges, evolution of ontogeny, developmental biology, morphogenesis, integrity