

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 неременной 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. Остро-мечкая, 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; Bideau 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 интеграции 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 необособленной 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 любым 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 немыслима 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 единицы 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 вызывали 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 организ-

менной интеграции. Короткова настаивает на том, что переходы от одной однооскулюмной (одиночной) формы к другой не могли быть линейными процессами, идущими на основе однотипной структуры жизненного цикла и однотипного морфогенеза. Таким образом, Короткова (1981a, 1988g) приходит к заключению, что губки являются колониями, в состав которых входят зооиды, представленные оскулюмом 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, 1988g). 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, blastogenesis, 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 blastogenesis 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 — спонгология 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 протистогонную активность «белка» и лизоцима куриного яйца, Бюлл. Эксп. Биол. Мед., 1954, № 9, с. 59–61.
- Короткова, Г.П., Об изменении протистогонных 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 Eiweißhülle des Hühnereies, Naturwissensch. Beitrage, 1958, № 10, с. 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 кремнегубки *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 гребневикулов, Вестн. Ленингр. ун-та, 1970, Сер. биол. Вып. 1, № 3, с. 21–28.
- Короткова Г.П.* 1971а. Рецензия на книгу Ч. Бодмер «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 потенций 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.
- Айзеништадт, 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., Айзеништадт, 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 Baeriana*. 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 свое-образия 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 совеща-ния эмбриологов. Тез. Докл. 1955а. Москва, с. 171–173.
- Короткова, Г.П.*, Антибиотические свойства белковой оболочки, В сб.: Проблемы современной эмбри-ологии. Тр. I Всероссийского совещания эмбрио-логов. Москва, 1956б, с. 323–325.
- Короткова, Г.П.*, Куриное яйцо и биотические фак-торы среды, В сб.: Второе совещание эмбриоло-гов 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 гу-бок, Науч. В сб.: Конф. Ленингр. Уни-та. Изд ЛГУ. 1959.
- Короткова, Г.П.*, Регенерация и соматический эмбри-огенез у губок, В сб.: IV Совещание эмбриологов, Москва, Изд МГУ, 1963, с. 88–89.
- Короткова, Г.П.*, Современные представления об осо-бенностях тканевой организации у губок, В сб.: VII Всесоюзн. Съезд АГЭ. Тезисы. 1966, с. 93.
- Короткова, Г.П., Злотникова, Г.Д., Тугоци, Н.Б.*, Радио-чувствительность у пресноводных губок, В сб.: Про-блемы 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., Качу-рин, А.Л., Колодяжный, С. Ф.* Анализ формообра-зовательных движений агрегатов соматических клеток пресноводной губки, В сб.: Демонстра-ции 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 современ-ная эмбриология, В сб.: Конф. Посвященная па-мять К. Бэра. Тез. Докладов. Тарту, с. 37–39.
- Короткова, Г.П.*, Об эволюции восстановительных морфогенезов, В сб.: Фармакологическая регуля-ция регенерационных процессов. 1979, Тез. Конф. Йошкар-Ола, с. 87–88.
- Короткова, Г.П.*, Закономерности эволюции онто-генеза, В сб.: VI Всесоюзн. Совещ. Эмбриологов. 1981, Тез докл. Москва, Наука, с. 94.
- Короткова, Г.П.*, Особенности макроэволюции онто-генеза, Онтогенез, 1986, т. 17, № 4, с. 430.
- Короткова, Г.П., Ермолина, Н.О., Павлова, Г.А.* К во-просу об участии соматических клеток в поло-вом 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 написа-нии статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящий обзор не содержит описания вы-полненных авторами исследований с участием людей или использованием животных в каче-стве 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., Иммуитет 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., Borchellini, C., Origin and Evolution of Epithelial Cell Types. In: *Origin and Evolution of Metazoan Cell Types*, Leys S., Hejnos, 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, ^{b,*}, I. Yu. Dolmatov^c

^aKoltzov Institute of Developmental Biology RAS, Moscow, 119334 Russia

^bIMBE, CNRS, IRD, Aix Marseille University, Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions, Marseille, 13007 France

^cZhirmunsky 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