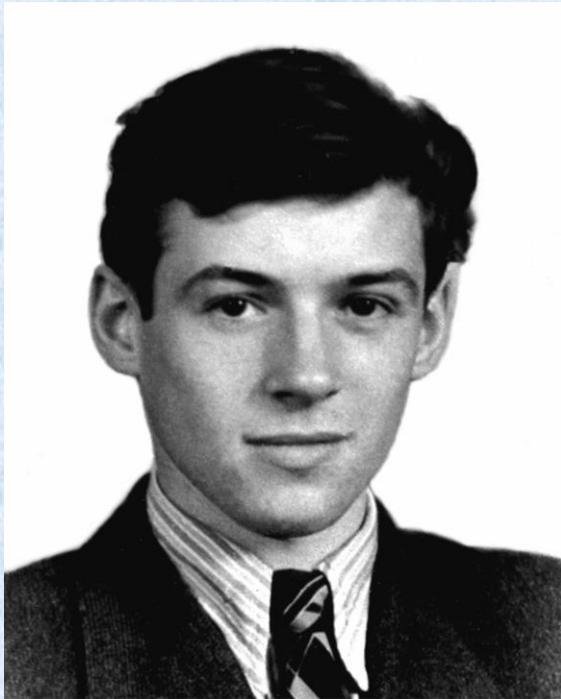


1948

1944



1957

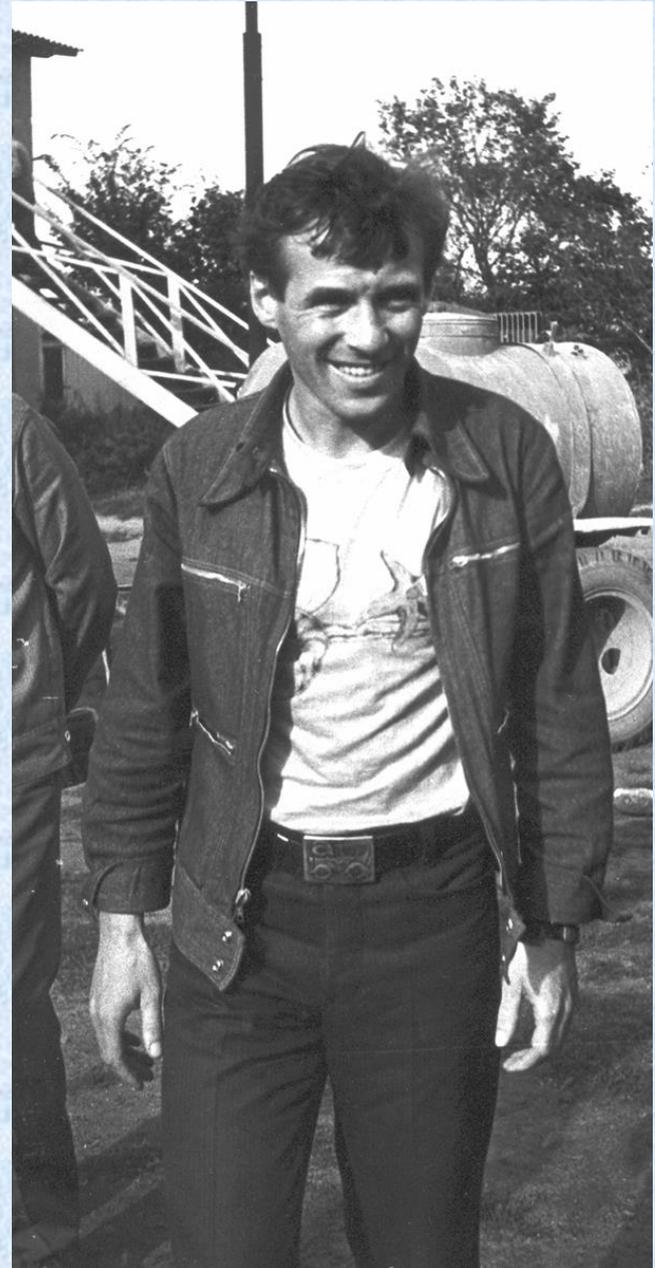


Депутаты Думы
Кабмин
встр. в Москве
— на встрече с нами
16.11.71



1960-1970





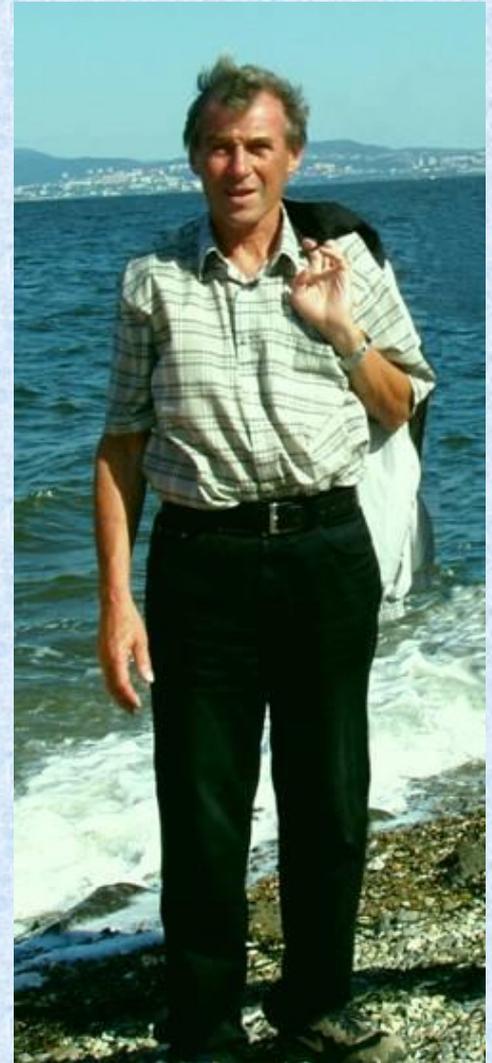
1970-1980



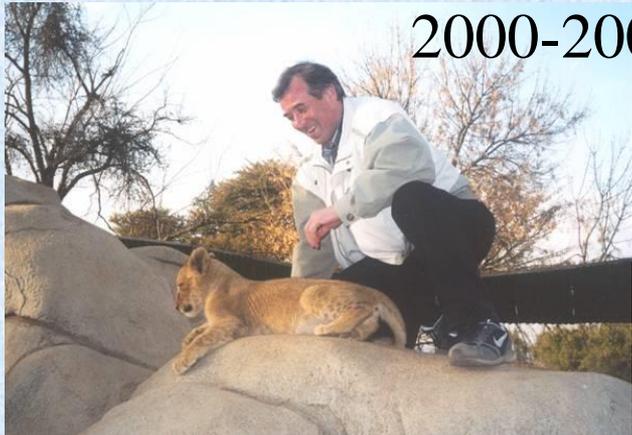
2004



2004



2005



2000-2005

Макроэволюционные трансформации плана строения в онтогенезе и филогенезе Bilateria

В.В. Исаева

Институт проблем экологии и эволюции РАН;
Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН

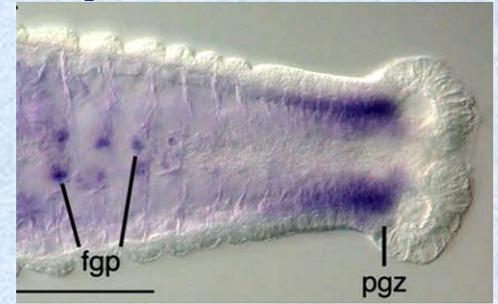
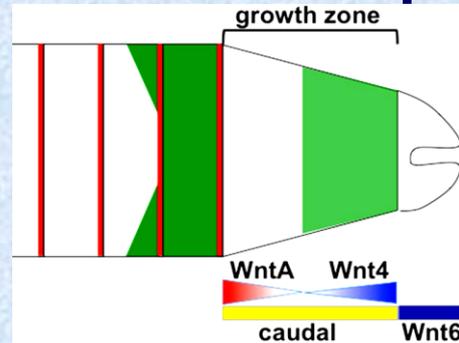
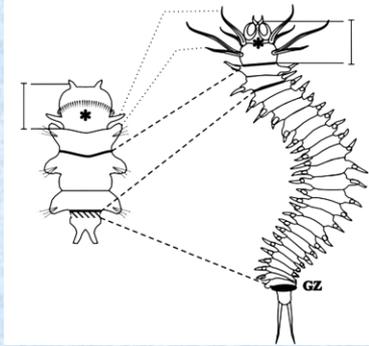
Кодирование осевого плана строения и роста **Bilateria**

План строения (**body plan, Bauplan**) – одно из основных морфологических понятий, определяемое как комплекс признаков какого-либо крупного таксона Metazoa, включающих и унаследованные анцестральные плезиоморфии, и вновь возникшие апоморфии (Carroll et al., 2005; Willmore, 2012; Jenner, 2014; Erwin, 2020; Isaeva, Rozhnov, 2021). Показано, что градиенты молекулярных компонентов сигнальных систем **Wnt, BMP, Nodal, Notch, Hedgehog** и важнейших для развития организма **Bilateria** транскрипционных факторов, прежде всего кодируемых генами **Нох** и **ParaНох** кластеров, **создают осевую систему позиционной информации, пространственная анизотропия которой транслируется в фенотипические осевые различия развивающегося организма, определяя и векториальный рост тела зародыша** (обзоры Neijts et al., 2016, 2017; Genikhovich, Technau 2017; DuBuc et al., 2018; Hogvall et al., 2019; Erwin, 2020; Isaeva, Kasyanov, 2021; Isaeva, Rozhnov, 2022). Эти открытия привели к существенному возрастанию значимости исследований плана строения тела как самой общей характеристики пространственной архитектоники **Bilateria** и всех Metazoa. **План строения становится важной концепцией эволюционной биологии развития, интегрирующей эволюционные, филогенетические и палеонтологические данные и концепции** (Willmore, 2012; Holland, 2015; Ferrier, 2019; Erwin, 2020; Isaeva, Rozhnov, 2021, 2022).

Преобразования осевого плана строения и роста Bilateria

План строения тела многоклеточных животных характеризуется прежде всего осевой симметрией. **Кроме радиальной, билатеральной и трансляционной симметрии, многим биологическим объектам свойственна фрактальная (масштабная) симметрия** (Mandelbrot, 1983; Stewart, 2007; Isaeva et al, 2008, 2012; Minelli, 2015; Klingenberg, 2015; Seilacher, Gishlick, 2015; Isaeva, Kasyanov, 2021). Радикальное преобразование плана строения Bilateria может включать возникновение новых структур, потерю анцестральных признаков, редукцию либо умножение зон роста, радиализацию плана строения, а также его **фрактализацию с многократным ветвлением постериорной части (частей) тела**. Канонический сигнальный путь Wnt у всех Metazoa, начиная с губок, специфицирует векторизованный рост тела. Формирование при гастрюляции организационного центра сигнализации Wnt у книдарий и билатерий свидетельствует о консерватизме этого анцестрального сигнального пути в основе поляризованного роста и развития многоклеточных животных (Holstein, 2012; Kraus et al., 2016; Loh et al., 2016; Neijts et al., 2016; Genikhovich, Technau 2017; DuBuc et al., 2018; Lebedeva et al., 2021). Итак, **сигнальная система Wnt/ β -катенин** как анцестральная программа детерминации первичной оси тела служит ключевым регулятором обеспечивающим **сопряженность осевой симметрии архитектоники организма и его векторизованного роста**.

Кодирование осевого плана строения и роста **Bilateria**



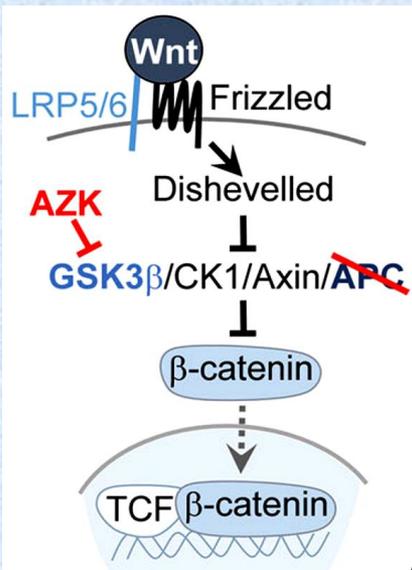
(Bakalenko et al., 2013) (Constantinou et al., 2020) *Capitella* (Giani et al., 2011)

Сигнальный каскад Wnt, детерминируя первичную ось организма, координирует судьбу клеток и клеточных линий с их положением в системе организма, регулируя множество процессов развития, включающих пролиферацию и спецификацию клеток и зародышевых листков.

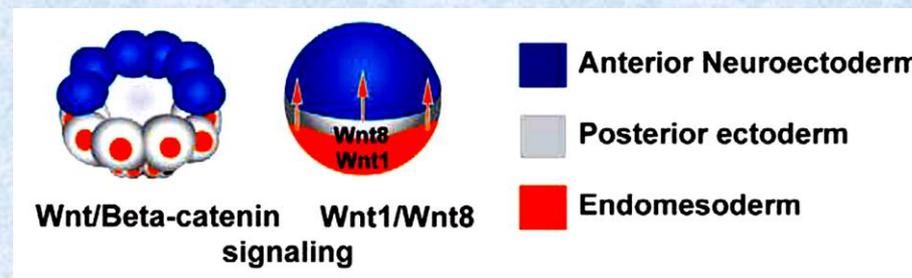
Формирование при **гастрюляции** организационного центра сигнализации **Wnt** у представителей **губок, книдарий и Bilateria** свидетельствует о консерватизме этого анцестрального сигнального пути, определяющего поляризованное развитие всех Metazoa (DuBuc et al., 2018; Hogvall et al., 2019; Erwin, 2020; Fields, Levin, 2020; Lebedeva et al., 2021). **Гены Нох-кластера и ген *Cdx/caudal*** (ParaНох) - **мишени** сигналинга Wnt; транскрипционный **фактор Caudal** активирует гены, обеспечивающие плюрипотентность прогениторных клеток зоны роста (Deschamps, Duboule, 2017; Constantinou et al., 2020; Zhong et al., 2020).

Кодирование вектора претерминального роста Metazoa

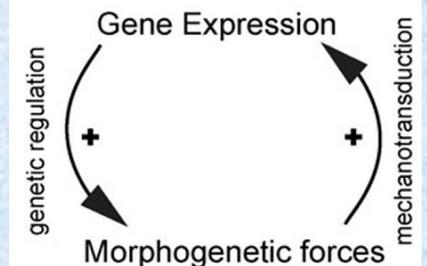
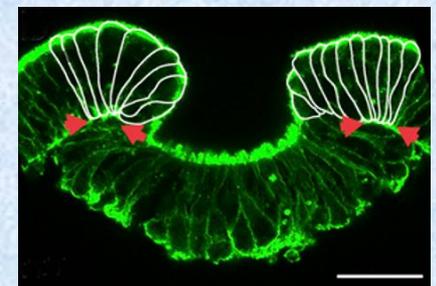
Постериорный рост тела за счет прогениторных клеток, локализованных в зоне роста, стал кардинальной эволюционной инновацией и прослеживается у большинства Bilateria. Выявлена **механозависимая активация** компонентов каскада сигнального пути **Wnt**, регулирующего становление **переднезадней оси**, инициацию **гастрюляции** и **образования мезодермы**. Показано, что **экспрессия гена *brachyury*** механозависима в регионе губы бластопора гастрюлы актинии *Nematostella vectensis* и **зависима от β -катенина** (Lebedeva et al., 2021). Итак, становление осевой симметрии плана строения сопряжено с векторизацией роста и его биомеханическим контролем у раннего зародыша, развивающегося в реальном физическом мире.



(Lebedeva et al., 2021)

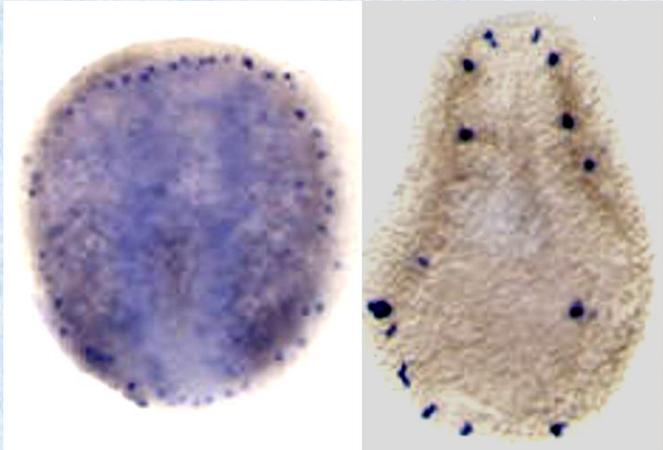


(Li et al., 2020)

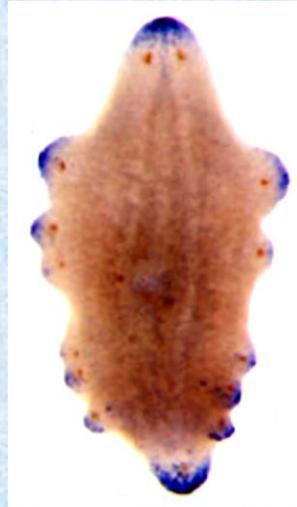


(Pukhlyakova et al., 2018)

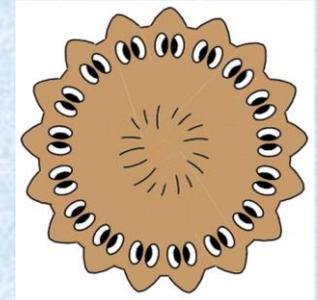
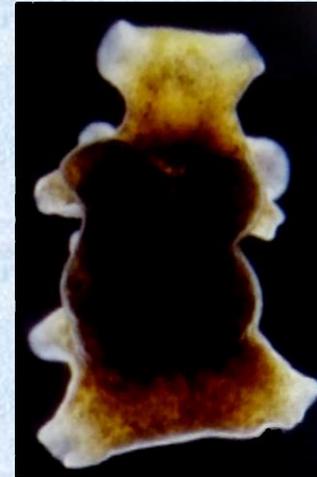
Экспериментальная радиализация планарий



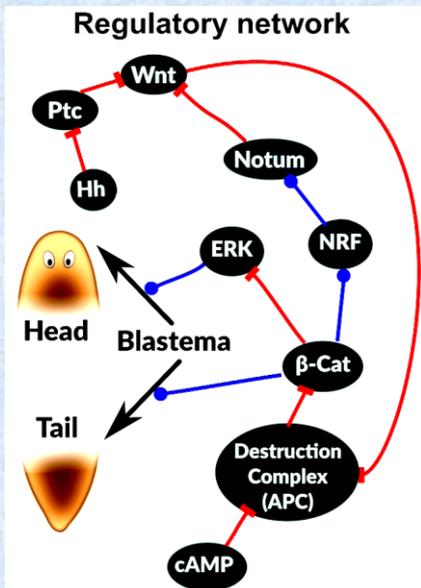
(Iglesias et al, 2008)



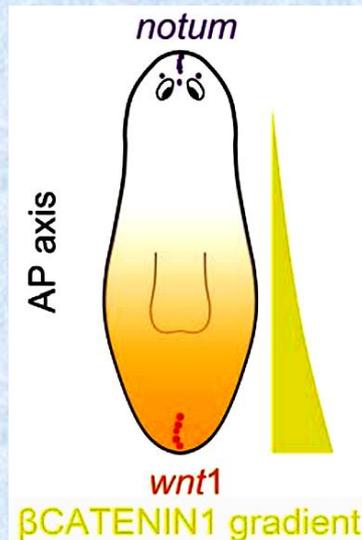
(Ivankovic et al, 2019)



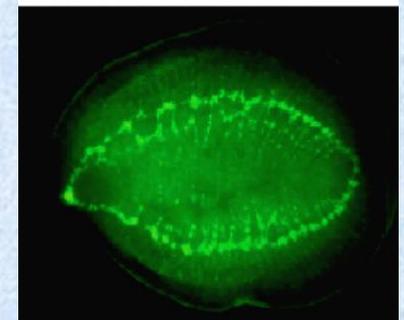
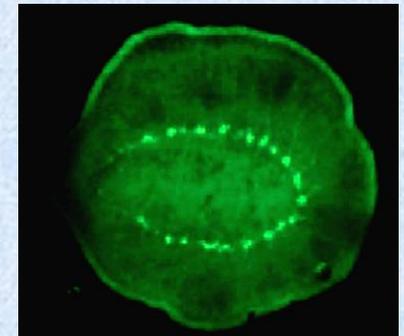
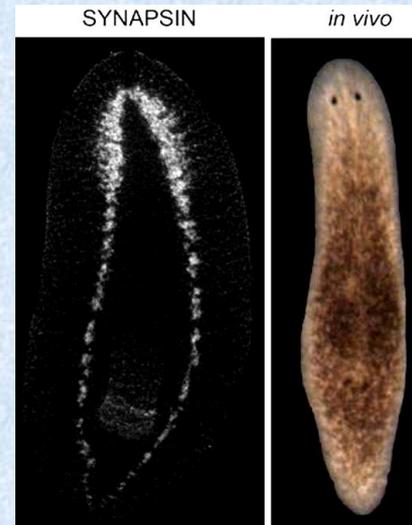
(Fields, Levin, 2020)



(Pietak et al., 2019)



Carreras, 2019)



(Fields, Levin, 2020)

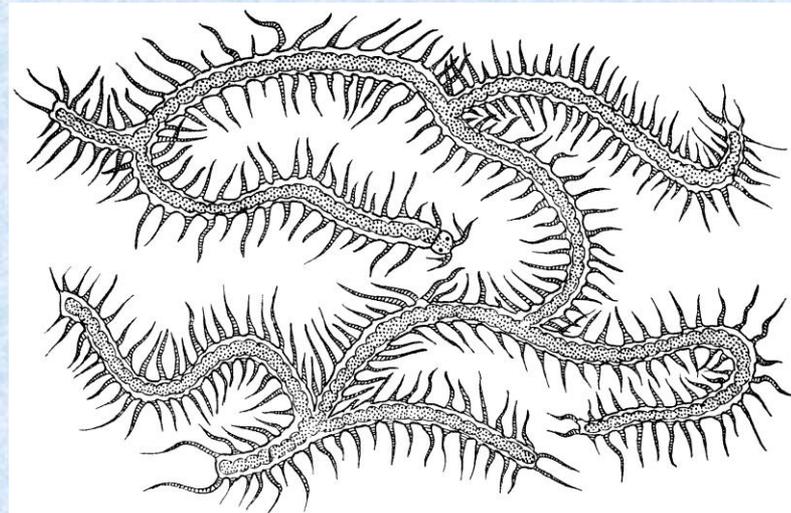
Полихеты с ветвящимся телом

Присутствие единственной оси роста организма не универсально.

Уникальная для современных билатерий организация ветвящегося тела с одной головой и множеством «хвостов» обнаружена у трех видов эндосимбиотических полихет семейства Syllidae (McIntosh, 1879; Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2015, 2022).

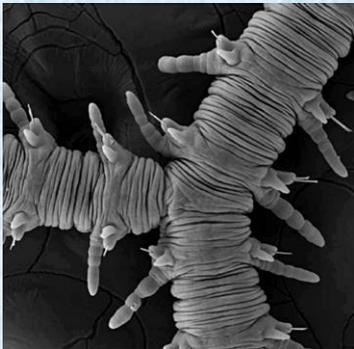
Впервые многоосевое, ветвящееся, асимметричное тело такой полихеты обнаружил W.C. McIntosh (McIntosh, 1879) у описанного им вида *Syllis ramosa*, симбионта стеклянной губки *Crateromorpha meyeri* (Hexactinellida), найденного у Филиппинских островов во время экспедиции судна Challenger. Исследователь охарактеризовал завораживающее биологов **впечатление от невиданного ранее ветвящегося тела открытого им вида как «фурор»** (McIntosh, 1879; цит. по: Glasby et al 2012; Aguado et al., 2022).

Syllis ramosa
(Korschelt, Heider, 1910)

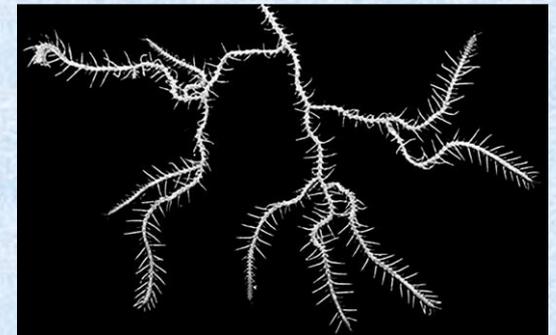
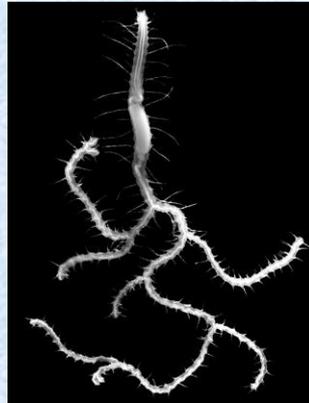


Полихеты с ветвящимся телом

Ветвление тела *Syllis ramosa* (рис. 1) затем было подтверждено несколькими последующими публикациями, и недавно были открыты еще два вида ветвящихся полихет. В 2012 году у берегов Австралии найден новый род и вид полихеты, ветвление которой нашло отражение в ее родовом и видовом названии – *Ramisyllis multicaudata* (Glasby et al., 2012), симбионт губки *Petrosia* sp. (Porifera: Demospongiae). Наконец, в 2022 году у побережья Японии обнаружен третий вид полихеты с подобным же многократным ветвлением задней части тела, *Ramisyllis kingghidorahi*, обитающий внутри неустановленного вида губки *Petrosia* (Aguado et al., 2022). Итак, к настоящему времени известны три вида полихет столь необычного для Bilateria паттерна строения тела. Возникновение ветвящегося морфотипа этих полихет, вероятно, обусловлено адаптацией к обитанию в лабиринте водных каналов губок (Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2022).



Glasby et al., 2012



Aguado et al 2022

Осевые дубликации среди Deuterostomia

Радикальные эволюционные изменения с умножением зон и векторов роста произошли у Tetrapoda (Vertebrata) и Echinodermata. У современных **Tetrapoda** при сохранении основной анцестральной оси роста организма прогрессивные макроэволюционные преобразования привели к возникновению **двух пар дополнительных зон роста – почек конечностей, рассматриваемых как неполные параморфные гомологи (репликаты, дубликаты) постериорной части анцестральной переднезадней оси тела, ставшие конечностями** (Minelli, 2003, 2015; Jacobs et al., 2005; Isaeva, Rozhnov, 2022). Эволюционная возможность частичной репликации основной оси тела и ее последующей неофункционализации у челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) с эволюционным превращением их в Tetrapoda появилась в результате двух предшествующих раундов полногеномной дупликации кластера (Jacobs et al., 2005; Minelli, 2003, 2015).

Таким образом, у зародышей

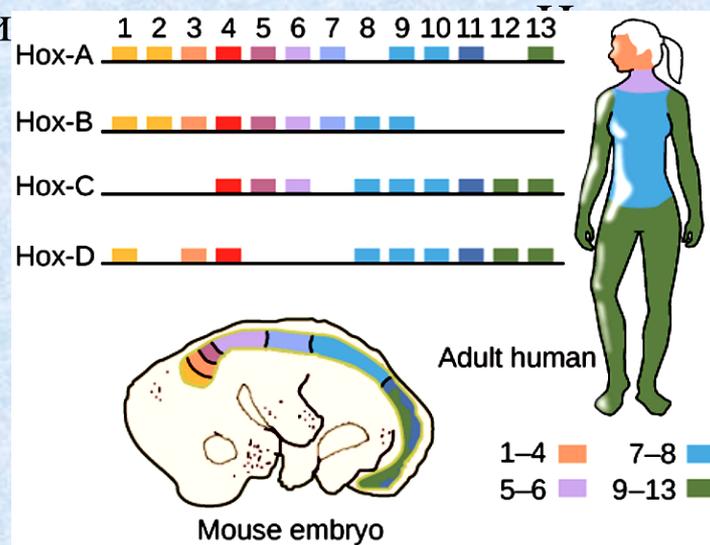
Tetrapoda появляются **пять основных**

зон роста: хвостовая почка и две

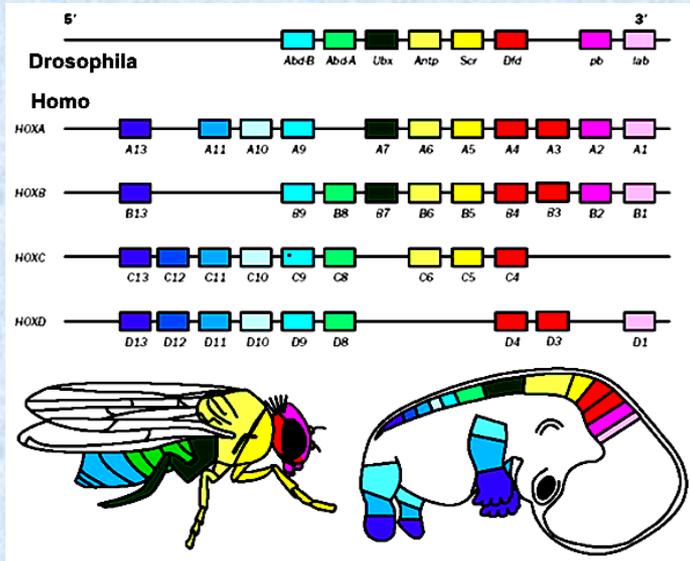
пары латеральных почек

конечностей; отчетливо распознаются (Kalantar,

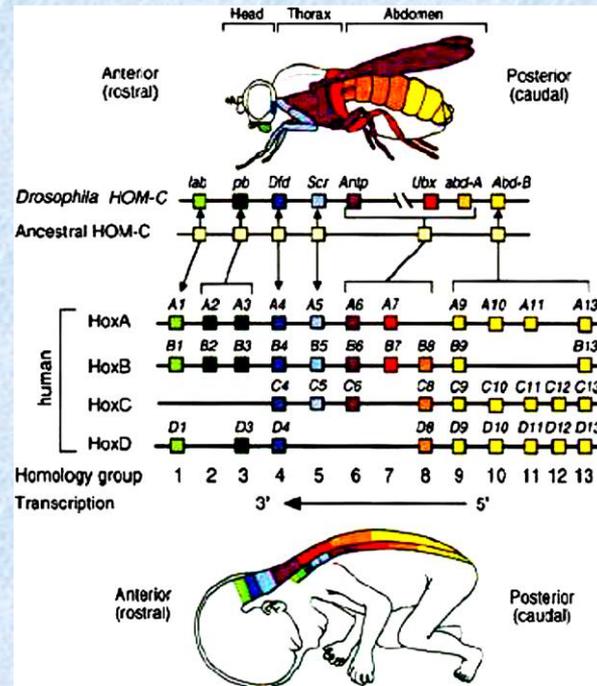
пять соответствующих векторов роста. 2016)



Конечности Tetrapoda как неполные параморфные дубликаты задней части основной оси тела

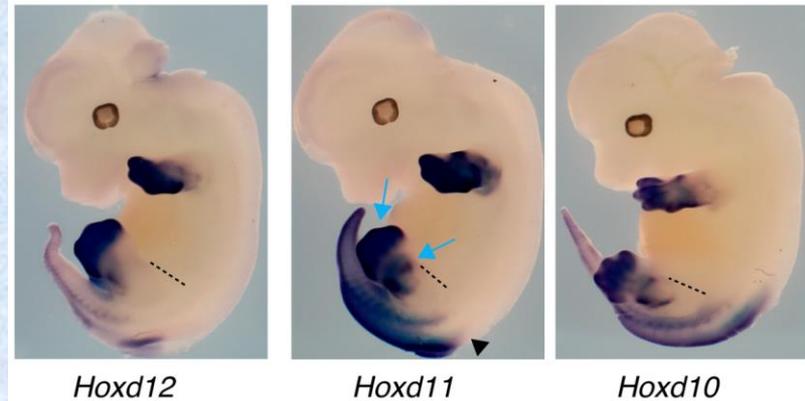


(Durston, 2012)



(Duboule, 2018)

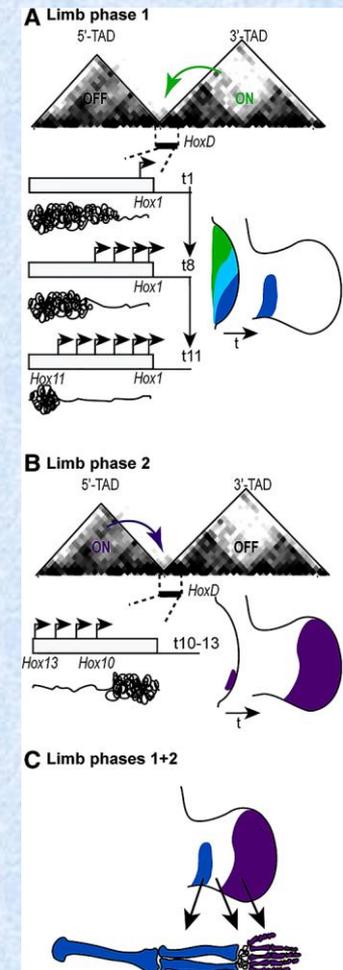
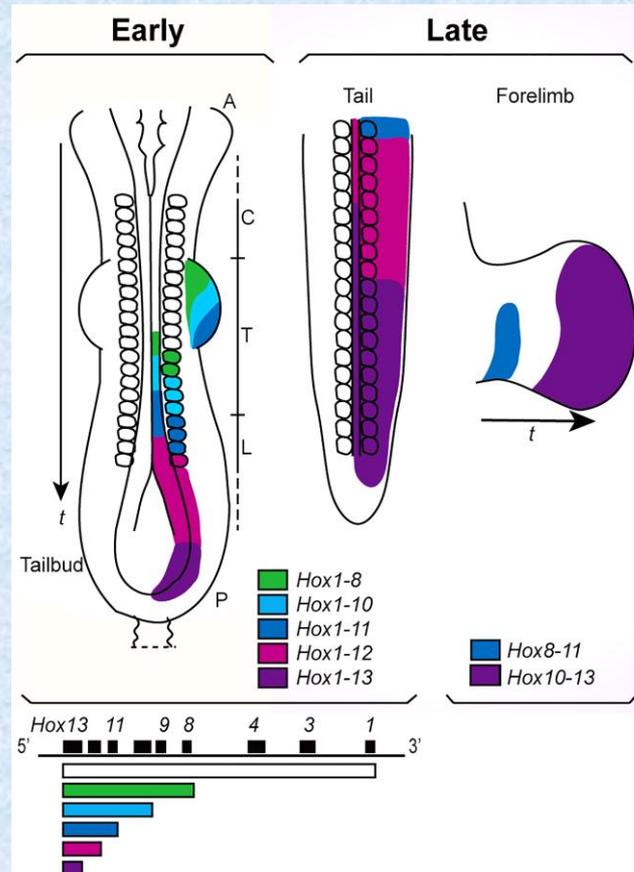
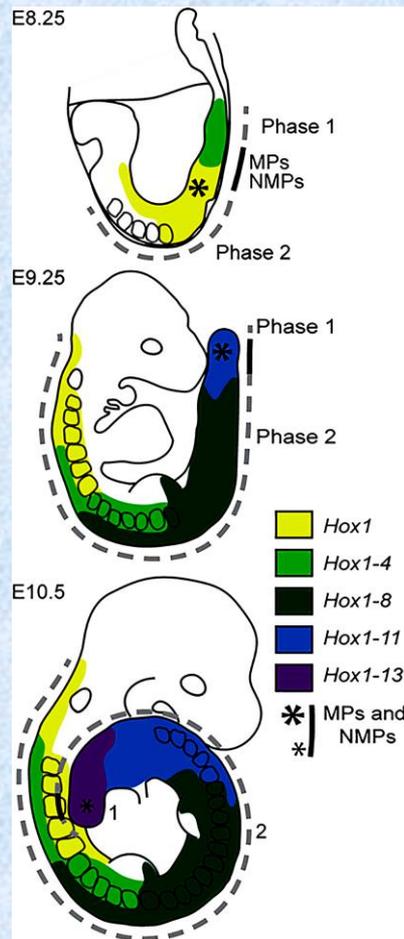
Minelli, 2003, 2015: конечности позвоночных - неполные, параморфные дубликаты оси тела. Отсутствие кишечной трубки. Пространственная, временная и количественная коллинеарность. Увеличение размера тела и сложности организации



(Darbellay et al., 2019)

Молекулярная машинерия осевого морфогенеза

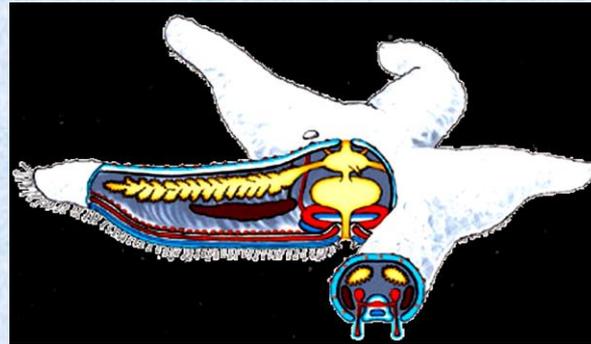
Молекулярная машинерия раннего эмбрионального паттернирования переднезадней оси тела и ее неполных дубликатов при развитии конечностей наиболее совершенна и хорошо изучена у млекопитающих (Deschamps, Duboule, 2017; DuBuc al., 2018; Hogvall et al., 2019; Durston, 2019).



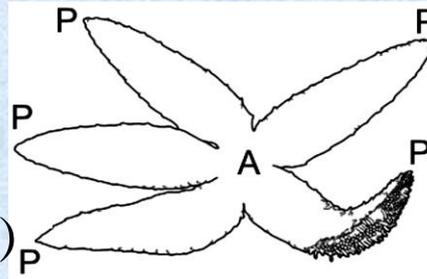
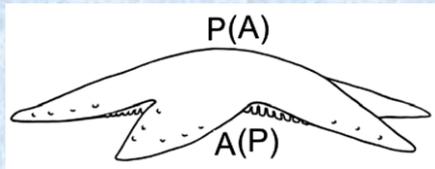
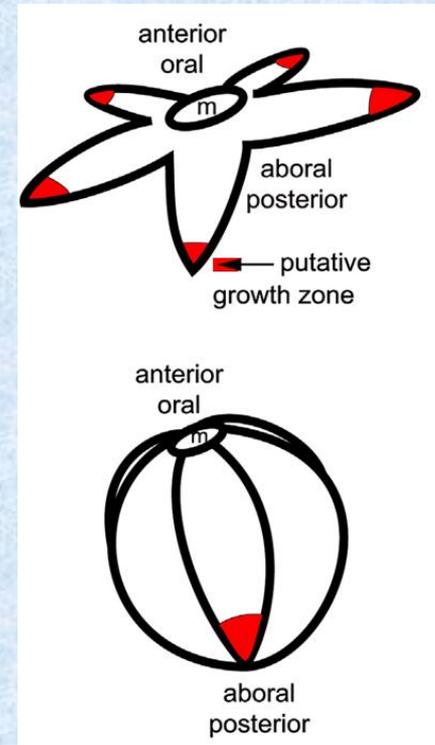
(Deschamps, Duboule, 2017)

План строения иглокожих

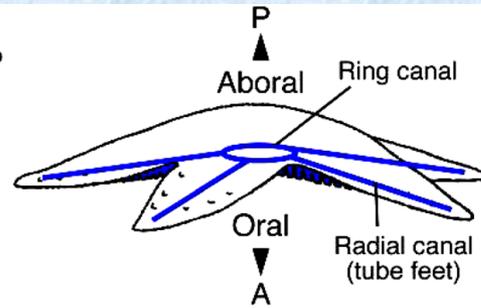
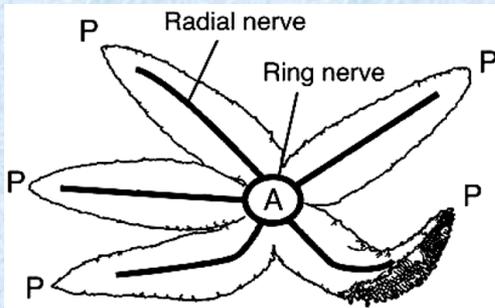
Evolutionary mystery
 Petersen et al., 1998;
 Davidson et al., 2006:
 Орально-аборальная ось
 - анцестральная ось
 ИГЛОКОЖИХ



Lowe et al., 2015



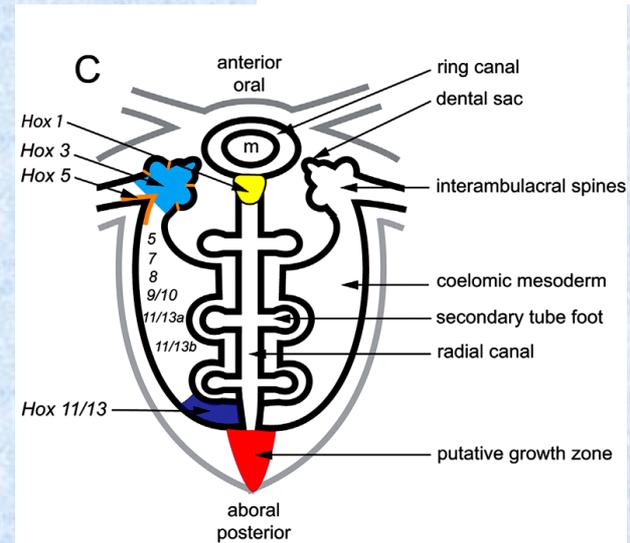
(Carroll et al., 2005)



"rays-as-axes" model

"rays-as-appendages" model

(Tsuchimoto et al., 2011)



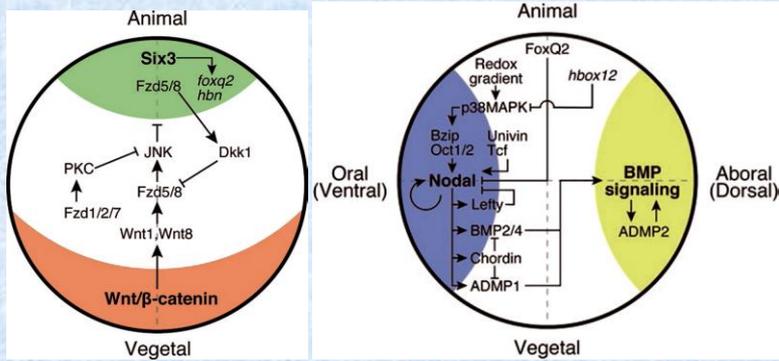
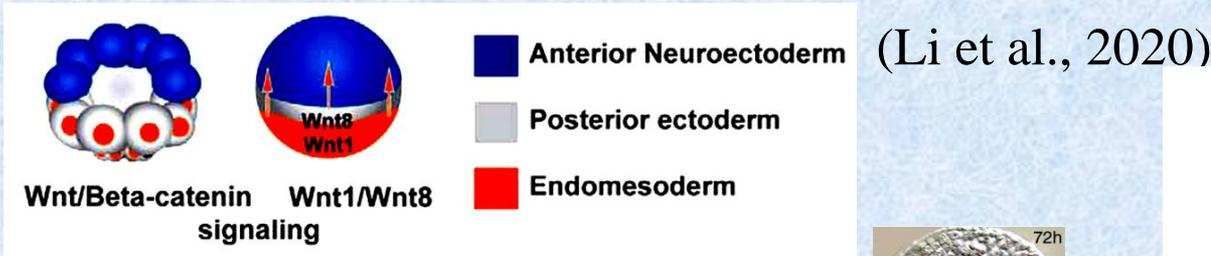
(Byrne et al., 2016)

План строения ветвящихся иглокожих

Среди современных иглокожих многие виды морских лилий, офиур и голотурий обладают дендроморфно разветвленным телом с множеством дистальных (постериорных) концов рук, лучей и щупалец, включающих типичный осевой амбулакральный комплекс.

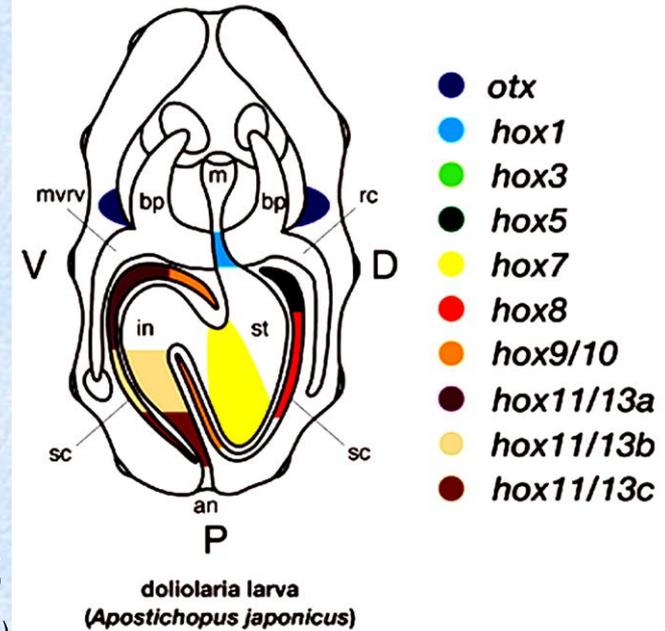
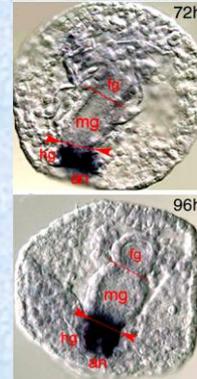
Синапоморфии иглокожих – стереомный эндоскелет, амбулакральная система, пентамерия. **Осевой амбулакральный комплекс** рук, лучей и щупалец иглокожих отличается от осевого переднезаднего (антериорно-постериорного) комплекса тела других билатерий исходным присутствием амбулакральной борозды с моноцилиарными ресничками и амбулакральными ножками, транспортирующими пищевые компоненты внешней среды в дистально-проксимальном (каудально-ростральном, каудально-цефалическом) направлении – к ротовому отверстию. Такая морфофункциональная организация осевого амбулакрального комплекса, способного к векторизованному центростремительному транспорту, сохранившаяся у морских лилий, в меньшей степени – у звезд и модифицированная в той или иной мере у представителей других классов иглокожих, совсем не свойственна осевому паттерну тела всех остальных билатерий, и потому **лучи-амбулакры иглокожих – модифицированные гомологи, дубликаты анцестральной оси тела.**

Ранний билатеральный эмбриогенез иглокожих

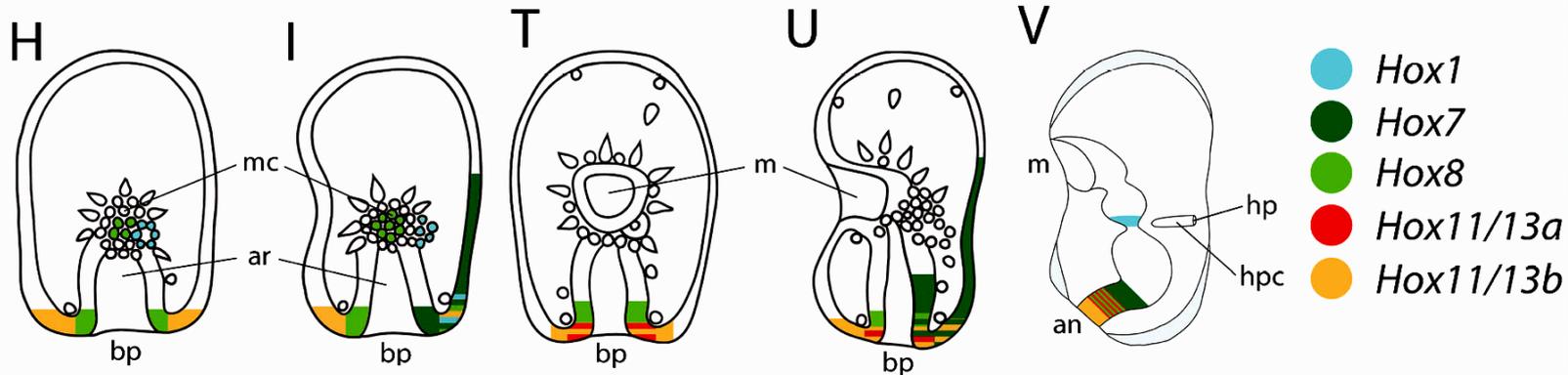


(Omori et al., 2019)

Arnone et al., 2006
(*Cdx S. purpuratus*)



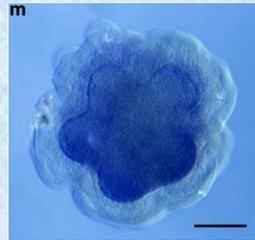
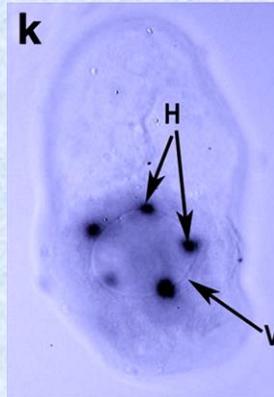
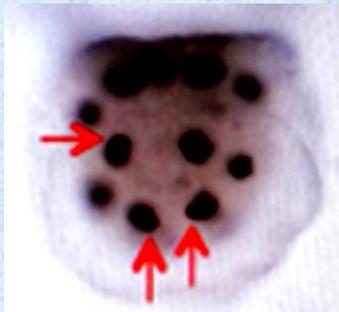
(Omori et al., 2019)



(Kukuchi et al., 2015)

Развертывание программы пентарадиального морфогенеза

Наиболее раннее морфологическое проявление пентамерии – появление пяти лопастных выпячиваний гидроцеля, по-видимому, образующих пять сигнальных центров (Koop et al., 2017) как основу плана строения тела иглокожих (Arnone et al., 2015; Byrne et al., 2016; Byrne et al., 2021)

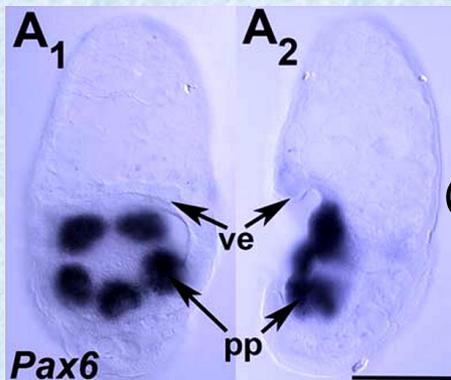


Hox3
S. purpuratus
(Arenas-Mena et al., 1998)

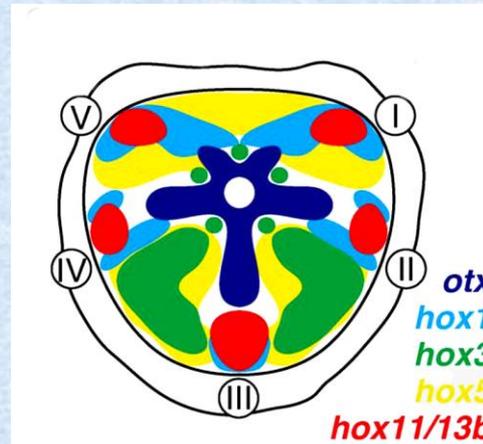
(Wnt, Adachi et al., 2018)

BMP, *Heliocidaris*
(Koop et al., 2017)

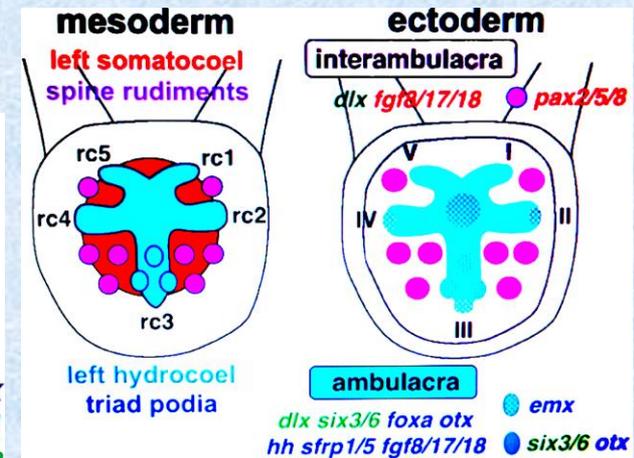
Hox4, *Parvalastra*
(Cisternas, Byrne, 2000)



Pax 6
(Byrne et al., 2018)

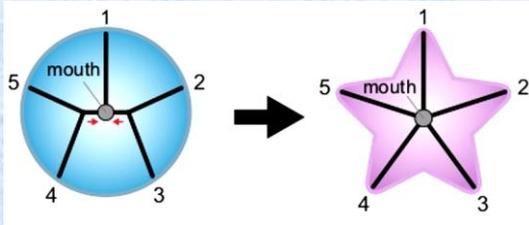


(Tsuchimoto, Yamaguchi, 2014)

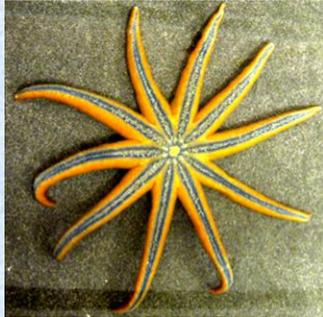


(Adachi et al., 2018)

Умножение и фрактализация лучей-амбулакров

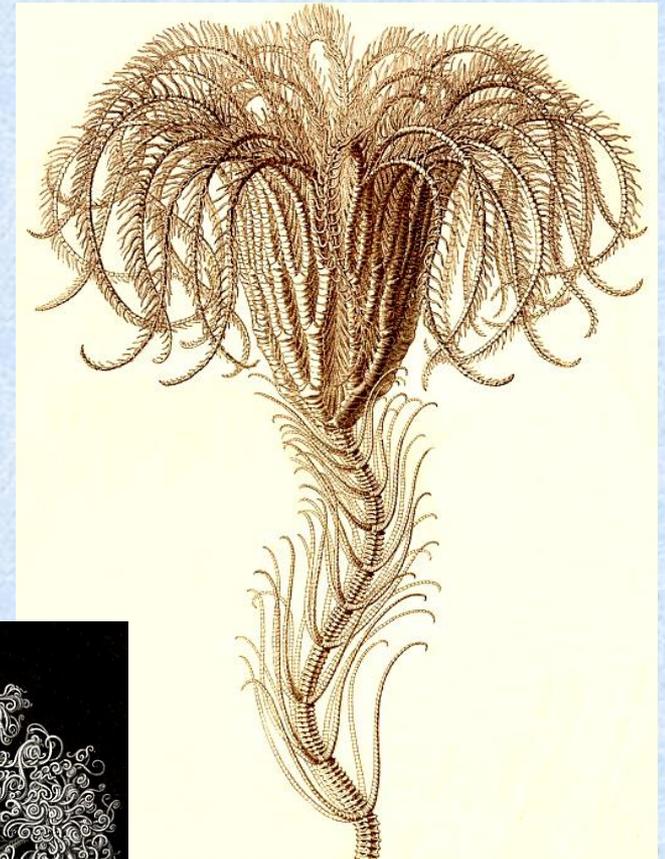
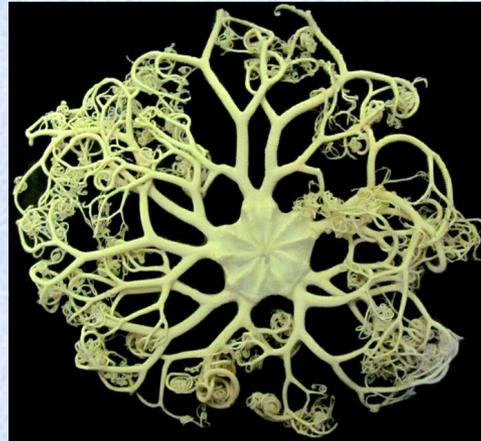


(Li et al., 2020)

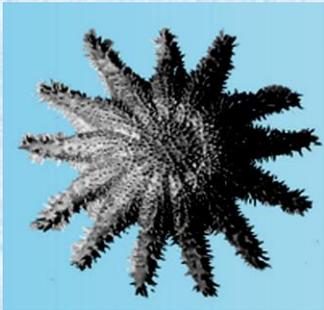


Solaster simpsoni

(Montgomery, 2013)



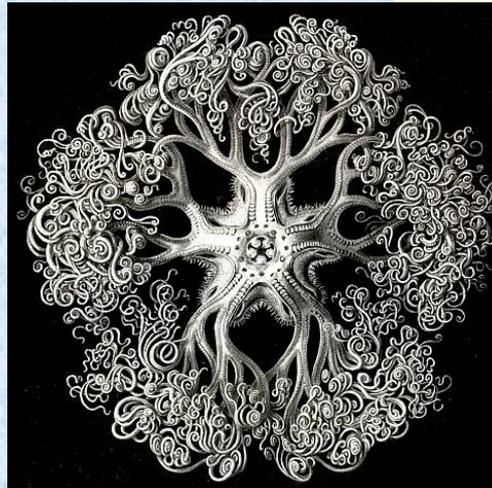
(Haeckel, 1904)



Acanthaster planci
(Zhang et al., 2017)

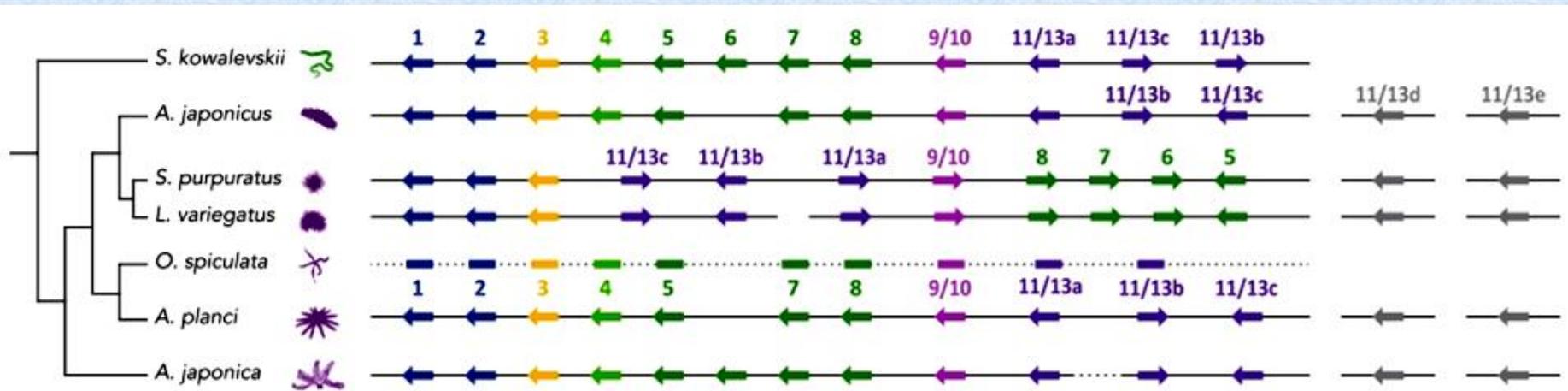


Henricia hayashi



Особенности организации системы Нох-генов иглокожих

Помимо целостного Нох-кластера с канонической анцестральной последовательностью кластерных Нох-генов, от *Hox1* до *Hox11/13a*, система Нох-генов иглокожих включает еще две копии постериорного гена, *Hox11/13b* и *Hox11/13c*, локализованных в отдалении от основного кластера и отдельно друг от друга (Vaughman et al., 2014; Zhang et al., 2017; Szabo, Ferrier, 2018; Li et al., 2020). Таким образом, число постериорных Нох-генов у изученных иглокожих оказалось умноженным, а две копии постериорного гена – расположенными вне кластера; эти события делают задние Нох-гены важными кандидатами на роль регуляторов становления пентамерии плана строения (Li et al., 2020; Isaeva, Rozhnov, 2022).

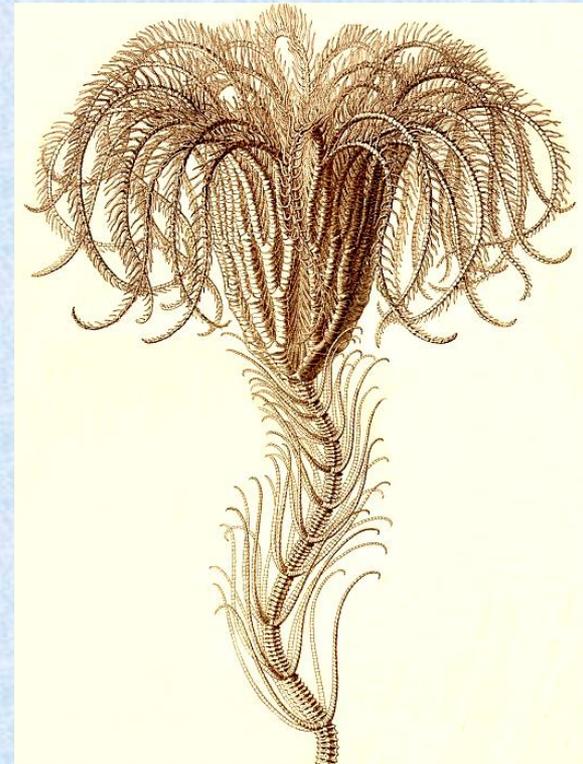
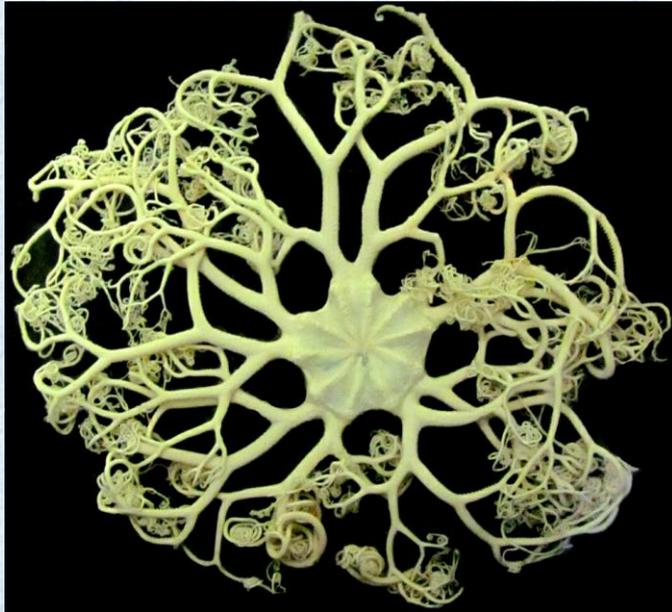


(Li et al., 2020)

«I... salute the echinoderms as a noble group especially designed to puzzle the zoologist».

L. Hyman, 1955

(Invertebrates. Vol. V. Phylum Echinodermata)



СПАСИБО!