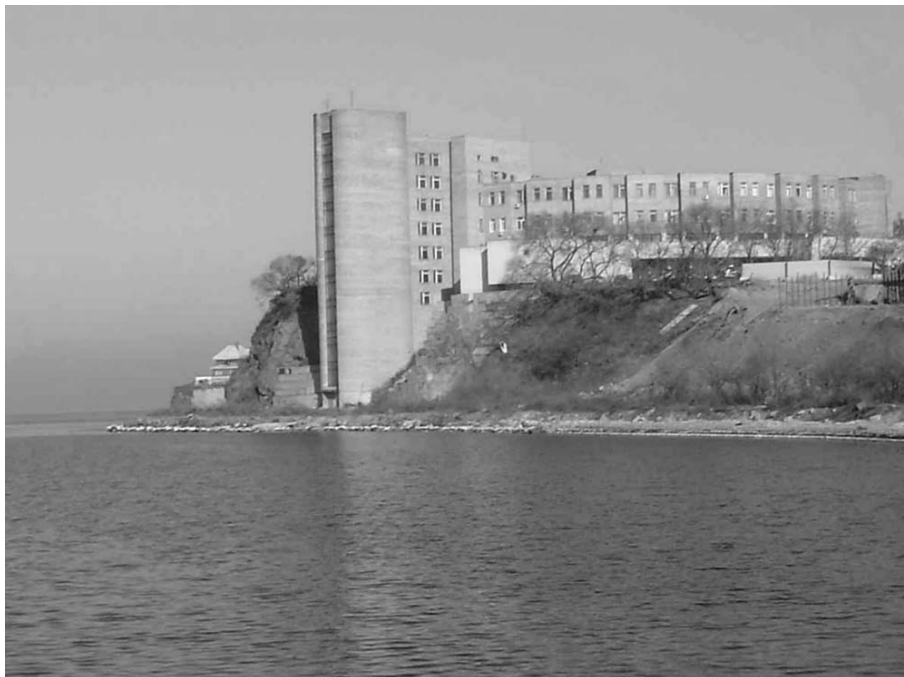


УДК 591

## ИССЛЕДОВАНИЯ ПО БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ В ИНСТИТУТЕ БИОЛОГИИ МОРЯ ДВО РАН



Институт биологии моря ДВО РАН (ИБМ) был создан для организации масштабных фундаментальных исследований морской биоты Японского моря и Северной Пацифики. Одним из генеральных направлений исследований в ИБМ сразу стало исследование размножения и развития морских организмов. В настоящее время работы в области эмбриологии, биологии развития и размножения морских организмов ведутся в специально для этого созданной лаборатории эмбриологии, а также в ряде других лабораторий Института. Мы можем только кратко обрисовать весь спектр исследований последних лет. Коллегам, интересующимся более полной информацией, предлагается список.

**Лаборатория эмбриологии** (зав. В.В. Юшин) основана В.Л. Касьяновым в 1973 г., позже ее основатель стал директором ИБМ, академиком РАН и возглавлял научную школу морских биологов “Биология размножения и развития морских организмов”, неоднократно поддержанную грантами РФФИ и Федерального агентства по науке и инновациям. В.Л. Касьянов, трагически погибший 1 октября 2005 г., организовал лабораторию и научную школу таким образом, чтобы

каждый сотрудник становился самостоятельной творческой личностью, представляющей то или иное направление исследований. После более чем 30 лет развития для коллектива научной школы характерен широкий спектр исследований: разнообразие методов (гистологические, цитологические, ультраструктурные, цитохимические, иммунохимические, молекулярно-биологические), объектов и районов работ в сочетании с широтой исследуемых проблем и регулярными семинарами позволяют видеть многообразие процессов размножения и развития морских организмов. Усилия концентрируются, с одной стороны, на анализе клеточных механизмов личиночного развития и метаморфоза не исследованных ранее групп организмов; с другой стороны – на стремлении выявить общие закономерности морфогенетических процессов с привлечением методов топологии, фрактальной геометрии, компьютерного анализа. Особое внимание уделяется захватывающему морфологическому разнообразию на всех исследуемых уровнях организации, наблюдаемому при анализе биологии размножения и развития морских организмов, что в мировой литературе до сих пор остается на втором плане.

Объектами исследований служит широкий круг водных организмов: водоросли, кишечнополостные, плоские черви, немуртины, нематоды, полихеты, моллюски, ракообразные, иглокожие, полухордовые и хордовые животные. В 1970-х гг. в лаборатории была проведена масштабная работа по исследованию размножения массовых видов морских моллюсков и иглокожих Японского моря, результаты которой опубликованы в виде монографии (Касьянов и др., 1980). На следующем этапе с применением световой и сканирующей электронной микроскопии впервые было детально описано развитие и строение личинок 28 видов двустворчатых моллюсков, голотурий, морских ежей, морских звезд и офиур, даны определительные таблицы для идентификации личинок в планктоне. Эти исследования также были опубликованы в виде монографии (Касьянов и др., 1983), которая была переведена на английский язык и издана за рубежом (Kasyanov et al., 1998). В монографии Касьянова (1989), также переведенной и изданной в США (Kasyanov, 2001), рассмотрены вопросы становления и дифференцировки пола, гаметогенеза и строения гамет, раннего развития двустворчатых моллюсков и иглокожих; описаны строение и адаптации к пелагическому существованию планктотрофных личинок; дан анализ размножения, плодовитости, описано оседание личинок и пополнение ими популяции; рассмотрены генетические аспекты репродуктивных стратегий, приуроченность планктотрофных стратегов к определенным районам обитания; приведена сравнительная характеристика планктотрофной и лецитотрофной стратегий.

Так Касьянов и его коллеги и ученики, работавшие в лаборатории эмбриологии, заложили базовые знания по размножению и развитию морских беспозвоночных Японского моря. В настоящее время основные направления работы сотрудников лаборатории охватывают феномены всего онтогенеза морских организмов. Исследуются стволовые клетки, половые детерминанты, гаметогенез, эмбриогенез, сравнительная эмбриология и эволюция онтогенезов морских организмов, личиночное развитие и метаморфоз, экология размножения и развития, фракталы, хаос и самоорганизация в морфогенезе организмов и их клеточных систем. Наиболее актуальные исследования механизмов морфогенеза в онтогенезе включают изучение стволовых клеток, половых детерминантов, половых и вспомогательных клеток гонад, цитодифференцировок в эмбриогенезе, нелинейных процессов и самоорганизации в биологических системах.

*Стволовые клетки, половые детерминанты, гаметогенез, половые и вспомогательные клетки.* С использованием методов световой и электронной микроскопии, цитохимии и молекулярной биологии, а также культивирования клеток и тка-

ней были изучены беспозвоночные животные с бесполом размножением и постоянной самоподдерживающейся линией тотипотентных (по крайней мере, мультипотентных) стволовых клеток: паразитические корнеголовые ракообразные (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala), планария *Dugesia tigrina* (Turbellaria), колониальный гидроид *Obelia longissima* (Cnidaria), а также (в качестве “эталонов”) культивируемые эмбриональные стволовые клетки мыши (Isaeva et al., 2001, 2004, 2005; Isaeva и др., 2003; Shukalyuk et al., 2005).

Впервые прослежен процесс уникального для членистоногих бесполого размножения у представителей корнеголовых ракообразных. Показано, что процесс бесполого размножения (бластогенеза) у исследованных видов колониальных корнеголовых ракообразных на паразитической стадии жизненного цикла осуществляется путем почкования эпителиального трубковидного столона. Впервые найдены стволовые тотипотентные клетки в столонах колониальной интерны и в ранних зачатках экстерн корнеголовых на паразитической стадии жизненного цикла. Недифференцированные стволовые клетки принимают участие в морфогенезе ранних почек интерны, а позже мигрируют в развивающийся яичник экстерны в качестве первичных половых клеток. Стволовые клетки изученных животных выделяются также селективной экспрессией активности щелочной фосфатазы и ядерного антигена пролиферирующих клеток (PCNA) – маркеров эмбриональных стволовых клеток позвоночных животных – и характеризуются присутствием типичных для зародышевой (половой) плазмы герминальных тел сходной ультраструктурной морфологии. Реакция выявления активности щелочной фосфатазы, используемая для идентификации эмбриональных стволовых и первичных половых клеток позвоночных животных, впервые применена в качестве цитохимического маркера стволовых клеток беспозвоночных, что открывает возможность ее использования в качестве универсального и достаточно специфичного маркера стволовых клеток беспозвоночных животных (Isaeva и др., 2003; Shukalyuk et al., 2005).

Полученные данные – первое свидетельство общности исследованных функциональных характеристик эмбриональных стволовых клеток позвоночных и беспозвоночных животных столь отдаленных таксонов, как млекопитающие, ракообразные и кишечнополостные (Isaeva и др., 2007). Таким образом, выявлен эволюционный консерватизм морфофункциональной организации тотипотентных (мультипотентных) стволовых клеток представителей нескольких таксонов животного мира, что согласуется с молекулярно-биологическими данными зарубежных исследователей. Эти результаты вносят также вклад в концепцию эволюционного консерватизма механизмов, поддер-

живающих структурную организацию и функциональную активность детерминантов зародышевой плазмы в линии эмбриональных стволовых и половых клеток.

На материале оогониальных клеток планарий, иглокожих и рыб впервые получены морфологические доказательства участия митохондрий в биогенезе герминальных тел зародышевой (половой) плазмы. Ультраструктурные данные свидетельствуют о преобразовании матрикса митохондрий с кристами внутренней мембраны в специфический гранулярно-фибрилярный материал герминальных тел морского ежа, трепанга и камбалы (Reunov et al., 2000; Реунов и др., 2004а, 2005; Александрова, 2006).

Было исследовано взаимодействие половых детерминантов с митохондриями в необластах (тотипотентных стволовых клетках) планарий *Dugesia tigrina* бесполой расы, а также в гониальных клетках при спонтанной сексуализации планарии этой бесполой расы (Isaeva et al., 2005). Найдены характерные для турбеллярий детерминанты зародышевой (половой) плазмы, называемые хроматоидными телами. Обнаружено разрушение наружной мембраны митохондрий, контактирующих с хроматоидными телами половой плазмы в гониальных клетках, выход материала митохондриального матрикса в цитоплазму и его интеграция с материалом хроматоидных тел, подобно тому, что ранее было найдено в гониальных клетках иглокожих и позвоночных.

Полученные результаты согласуются с другими молекулярно-биологическими данными о присутствии в герминальных гранулах зародышевой плазмы молекул митохондриального происхождения, а также позволяют и выявить механизм транспорта митохондриальных производных в гранулы половой плазмы. Кроме того, эти результаты подтверждают гипотезу (Исаева, Реунов, 2001) об участии митохондрий в биогенезе зародышевых детерминантов и присутствии в зародышевой плазме структур митохондриального происхождения, которые совместно с продуктами ядерного генома обеспечивают воспроизведение и функционирование макромолекулярного комплекса детерминантов стволовых клеток и клеток половой линии. Предполагается, что выход митохондриального матрикса в цитоплазму служит механизмом освобождения и транспорта рибосомной РНК и других продуктов митохондриального генома с последующей интеграцией в состав зародышевых детерминантов половой плазмы (Reunov et al., 2000; Исаева, Реунов, 2001; Реунов и др., 2004а, 2005; Reunov, 2004; Isaeva et al., 2005).

Результаты сравнительного изучения гаметогенеза, морфологии гамет, процессов оплодотворения и ранних этапов развития зиготы у многоклеточных животных показали, что общий план

строения спермиев во многом определяется условиями, при которых происходит встреча гамет (Дроздов, Иванков, 2000).

В цикле статей и обзоров, а также в итоговой монографии обсуждаются вопросы эволюции сперматозоидов, полиморфизм мужских гамет, терминологические проблемы сравнительной сперматологии и представление о сперматогенезе Metazoa (Reunov, 2001; Реунов, 2005а–в). На примере беспозвоночных и позвоночных животных проведен анализ ультраструктурных особенностей дифференциации примитивных, модифицированных и аберрантных сперматозоидов. Предложена концепция эволюции сперматогенных клеток, согласно которой жгутиковость последних является плезиоморфным признаком. Предполагается, что в филогенезе многих таксонов Metazoa происходил переход от анцестральной категории, образно характеризуемой как “жгутиковый” сперматогенез, к типу “специализированного” сперматогенеза, при котором сперматогенные клетки свободны от структурного сходства с таковой архаичной жгутиковой.

Впервые показана возможность использования данных по строению и развитию спермиев для анализа филогении и систематики нематод и определены специфические цитологические признаки, необходимые для такого анализа (Yushin et al., 2002а–с; Yushin, 2003; Yushin, Malakhov, 2004; Zograf et al., 2004; Yushin, Coomans, 2005). Оригинальные электронно-микроскопические исследования широкого круга нематод позволили выделить наиболее примитивный тип спермия нематод и предложить новую систему подклассов класса Nematoda, основанную на особенностях организации спермиев и сперматогенеза. Показано, что можно выделить три основных типа такой организации нематод, в соответствии с ними обоснована новая трихотомическая схема подразделения класса нематод на подклассы, определяющая три главных таксона (подкласса): подкласс отряда Enoplida, подкласс Enoplia без отряда Enoplida и подкласс Chromadoria вместе с подклассом Rhabditia (Yushin, Malakhov, 2004).

В лаборатории традиционно изучается многообразие сперматозоидов моллюсков и иглокожих. На основе исследований ультраструктуры сперматозоидов и молекулярно-филогенетического анализа гена 18S рРНК предложены прототип спермиев и схема эволюции двустворчатых моллюсков (Тюрин, Дроздов, 2003б, 2005; Тюрин, 2005). Показано, что для морских блюдечек (отр. Patelliformes), наиболее древних брюхоногих моллюсков, характерны спермии классического типа и наружное осеменение, в то время как для большинства гастропод – внутреннее осеменение (Дроздов, Шандрук, 2005). На основании морфологии спермиев голотурий можно рассматривать как древних родственников морских ежей, что согласуется с данными палеонтологии, сравнитель-

ной анатомии и анализа молекулярно-генетических признаков (Тюрин, Дроздов, 2002, 2003а).

В последнее время большое внимание уделяется изучению очистки семенников иглокожих и рыб от невыметанных или дефектных гамет, которая, как было показано, осуществляется соматическими вспомогательными клетками – целомоцитами, а также посредством “самораспада” остаточных гамет (Reunov et al., 2001, 2004; Реунов и др., 2004б, 2005; Калачев, 2005; Калачев, Реунов, 2005; Калачев и др., 2005; Незнанова и др., 2005 а, б). Была описана избирательная резорбция у фагоцитов морских ежей и показано, что ультраструктурная организация вспомогательных клеток специфична для каждого класса иглокожих (Reunov et al., 2003; Калачев, 2005).

Актуальны также исследования влияния важнейших промышленных токсикантов, кадмия и фенола, на тонкие механизмы развития половых клеток морских ежей. Было показано, что содержание токсикантов, даже намного ниже ПДК, оказывает комплексное повреждающее воздействие на ультраструктуру половых клеток морских ежей. В исследованиях обнаружено разрушение половых детерминантов в сперматогониях и “стерилизация” половых клеток, признаки дисфункции вспомогательных клеток при общем снижении репродуктивной способности организма (Au et al., 2001, 2003; Реунов и др., 2005).

*Эмбриогенез, личиночное развитие и метаморфоз.* В лаборатории всегда уделялось большое внимание изучению жизненных циклов морских беспозвоночных и сравнительной эмбриологии. Ранние работы в этой области уже упоминались (Касьянов и др., 1983). Классические исследования развития и размножения немертин, полихет, моллюсков, иглокожих, ракообразных и рыб, проводимые в настоящее время, создают основу для будущих исследований цитодифференцировки и морфогенеза (Корн, Рыбаков, 2001; Корниенко, 2001, 2005; Чернышев, 2001; Korn et al., 2001; Корниенко, Дроздов, 2002; Radashevsky, 2003, 2005; Radashevsky, Cardenas, 2004; Корниенко, Корн, 2005; Колбин, Куликова, 2005; Popomarenko et al., 2005). Проводились исследования нематод, панцирных моллюсков, корнеголовых ракообразных, иглокожих и полухордовых.

С помощью электронно-микроскопических исследований эмбрионального гистогенеза свободноживущих морских нематод впервые показано, что эпидермис эмбрионов несет микроворсинки на протяжении всего процесса формирования первичной кутикулы (Yushin et al., 2002 a, b). Организация эпидермальных микроворсинок и процесс развития первичной кутикулы у нематод имеет ряд специальных черт сходства с микроворсинками и закладкой кутикулы у других линияющих беспозвоночных животных – членистоногих, тихоходок, онихофор и цефалоринх. Это сходство

можно рассматривать как важный аргумент в поддержку современной гипотезы о родстве всех линияющих беспозвоночных – гипотезы инфрацарства многоклеточных животных Ecdysozoa.

Исследован нейрогенез панцирного моллюска (хитона) *Ischnochiton hakodadensis* от выхода из яйцевых оболочек до метаморфоза с применением конфокального лазерного микроскопа и антител к серотонину, FMRF-амиду и  $\alpha$ -тубулину (Voronzhskaya et al., 2002). Показано, что центральная нервная система хитонов напоминает таковую полихет, однако общий сценарий развития нервной системы хитонов больше похож на таковой у эволюционно продвинутых моллюсков. Полученные данные демонстрируют консервативный паттерн нейрогенеза моллюсков и свидетельствуют в пользу независимого происхождения трохофор моллюсков и кольчатых червей.

С помощью гистологических и электронно-микроскопических методов исследованы строение и репродуктивная биология корнеголовых ракообразных, включая виды с колониальной организацией на паразитической стадии их усложненного жизненного цикла (Шукалюк и др., 2001; Isaeva et al., 2001, 2004; Шукалюк, 2002; Корн и др., 2004; Shukalyuk et al., 2005; Исаева и др., 2007). Показано, что репродуктивная стратегия колониальных корнеголовых включает чередование полового и бесполого размножения с трехуровневым каскадом репродукции: бесполом размножением путем почкования интерны, повторным образованием множественных экстерн, повторными циклами полового размножения экстерны, что ведет к появлению огромного числа личинок и к заражению значительной части популяции краба-хозяина.

Сравнительный ультраструктурный анализ развития офиур и морских ежей выявил принципиальное морфофункциональное сходство клеточных типов в составе всех личиночных тканей (Kungurtzeva, Dautov 2001; Глизнуца, 2004; Глизнуца, Даутов, 2005). Показано, что ресничный шнур включает слизистые и ресничные клетки, а также аксональный тракт, образованный биполярными нейронами. Желудочно-кишечный тракт включает в себя сходные клеточные типы. Скелетогенные клетки офиуры и морского ежа на ультраструктурном уровне идентичны. Процесс личиночного скелетогенеза происходит одинаково, за исключением того, что у морских ежей возникает больше двух центров скелетообразования. Таким образом, сходство плутеусов морских ежей и офиур затрагивает не только внешнюю морфологию, но и прослеживается на клеточном уровне, что, безусловно, объясняется гомологией личинок всех иглокожих.

С помощью иммунохимических и электронно-микроскопических методов детально изучено строение нервной системы личинки полухордовых

животных торнарии, которая занимает центральное положение в эволюционных построениях происхождения позвоночных. Показано, что по распределению нейронов, продуцирующих нейромедиаторы серотонин и FMRF-амид, а также по деталям ультраструктуры нервная система торнарии принципиально отличается от таковой личинок иглокожих (Nezlin, Yushin, 2004). Поскольку нервная система является наиболее эволюционно консервативной из всех систем органов, можно утверждать, что сходство между этими личиночными формами обусловлено конвергенцией. Полученные данные ставят под сомнение господствующую в настоящее время гипотезу педоморфного происхождения хордовых от личинки типа диплелулы.

*Нелинейные процессы и самоорганизация в развитии биологических систем.* Общие и специфические закономерности биологического морфогенеза рассмотрены в контексте фрактальной геометрии, топологии, теорий хаоса и самоорганизации. При анализе организации многоклеточных животных на уровне клеток и тканей выявлены квазифрактальные паттерны исследованных систем и обнаружены закономерности морфогенеза, общие для биологического и небиологического формообразования, построены имитационные компьютерные модели квазифрактальной самоорганизации клеток, показаны топологические ограничения биологического морфогенеза (Чернышев и др., 2001; Исаева и др., 2004а; Исаева, 2005).

Впервые проанализирована квазифрактальная структура гистоваскулярной системы сцифомедузы *Aurelia aurita* и жаберной дыхательной системы личинок поденок; определено соотношение порядка и хаоса в морфологической организации ветвящихся каналов этих систем (Исаева и др., 2001, 2004 а). Выявлен сценарий перехода от порядка к хаосу в морфологии ветвящихся эпителиальных каналов с нарастанием неупорядоченности по мере прохождения последовательных шагов дихотомического ветвления (бифуркаций). Показано, что ранняя хаотизация паттернов каналов гистоваскулярной системы сцифомедузы *A. aurita* обусловлена пространственной и временной вариабельностью морфогенеза ветвей, отходящих как от кольцевого, так и от радиальных каналов (Чернышев, Исаева, 2002).

Определена фрактальная размерность клеточных ансамблей в однослойной культуре клеток и нейронов рыб, рассмотрена квазифрактальная организация нейронов рыб (Исаева и др., 2004а, б, 2006). Выявлена динамика изменения фрактальной размерности и традиционных морфометрических показателей в онтогенезе симы *Oncorhynchus masou*. Впервые установлена корреляция фрактальной размерности и других морфометрических

показателей для нескольких классов нейронов центральной нервной системы рыб и соответствие этих показателей морфологическим преобразованиям дендритного дерева исследованных нейронов в онтогенезе (Исаева и др., 2006). Таким образом, показано, что значение фрактальной размерности дает количественную характеристику пространственной сложности нейрона, коррелирующую с его морфофункциональной организацией.

**В лаборатории сравнительной цитологии** (зав. И.Ю. Долматов) на примере голотурий и морских лилий исследуются клеточные и молекулярные механизмы морфогенеза в эмбриогенезе и при регенерации, проводится сравнительный анализ механизмов формирования органов и тканей, взаимосвязи различных типов морфогенезов, а также выясняется происхождение восстановительных явлений в онто- и филогенезе. С помощью широкого круга методов изучается строение и регенерация водных легких и пищеварительной системы голотурий, формирование мышц иглокожих в онтогенезе и при регенерации.

Исследования показали наличие нескольких путей регенерации поврежденного органа у одного и того же вида животных, причем реализация конкретных механизмов зависит от стадии жизненного цикла и типа повреждения (Машанов, Долматов, 2001; Шукалюк, Долматов, 2001; Dolmatov, Givanova, 2001; Mashanov, Dolmatov, 2001, 2004, 2005; Dolmatov et al., 2003; Mashanov et al., 2004). При регенерации у иглокожих может происходить полная смена фенотипа дифференцированных клеток. Это указывает на наличие механизмов, осуществляющих кардинальную перестройку работы генома специализированных клеток. При восстановлении пищеварительной системы энтодермальный кишечный эпителий может формироваться из миоэпителиальных клеток целомического эпителия мезодермального происхождения. Наличие таких механизмов делает иглокожих удобными объектами для изучения проблем функционирования стволовых клеточных систем, развития методов трансплантации и тканевой репарации.

Выявлена структурная и гистогенетическая взаимосвязь продольных мышц голотурий с целомическим эпителием, получены доказательства отсутствия в эпителии и мышечной ткани резервных камбиальных элементов. Обнаружено, что при регенерации мышц у голотурий новые миоциты образуются за счет клеток целомического эпителия, подвергающихся дедифференцировке и мигрирующих в зону повреждения, при этом клеточное размножение не играет заметной роли в регенерации.

На примере голотурии *Eupentacta fraudatrix* впервые описан процесс трансдифференцировки миоэпителиальных клеток целомического эпителия в энтероциты выстилки кишки при регенера-

ции пищеварительной трубки. Показано, что на начальных стадиях регенерации миоэпителиальные клетки претерпевают дедифференцировку, утрачивая сократительный аппарат, тем самым приобретая способность к миграции и пролиферации. Дедифференцированный эпителий погружается в подлежащую соединительную ткань, при этом в погружившихся клетках появляются структуры, характерные для энтероцитов кишки в норме.

Было показано, что при общей бедности тканей голотурий камбиальными элементами в гиподерме дальневосточного трепанга существует популяция низкодифференцированных мультипотентных клеток, которые при необходимости способны выселяться в целомическую полость и давать начало клеткам амебоцитарного и морулярного рядов дифференцировки целоцитов (Магарламов, 2005).

**В лаборатории биофизики клетки** (зав. Н.С. Шелудько) исследуются механизмы, контролирующие раннее развитие мышечного аппарата моллюсков. Для этого были разработаны уникальные методы культивирования клеток эмбрионов (Одинцова, 2001; Одинцова и др., 2003; Odintsova et al., 2005). Полученные в лаборатории первичные культуры являются первыми миогенными клеточными культурами беспозвоночных, для которых доказана полноценность не только морфологической, но и физиологической дифференцировки. Они могут стать модельным объектом в исследованиях процесса миогенеза у беспозвоночных.

Доказано, что при дифференцировке в условиях культуры формируются функционально-полноценные гладкомышечные клетки, обладающие тем же набором основных мышечных белков и спектром двигательной активности, что и гладкомышечные клетки мидии, дифференцировавшиеся *in vivo* (Одинцова и др., 2001; Plotnikov et al., 2003; Дячук и др., 2005). Проведен сравнительный анализ появления в онтогенезе мидии *Mytilus trossulus* основных и минорных мышечных белков сократительного аппарата. Установлено, что эти белки появляются задолго до формирования первой функционально активной мышечной системы личинки: актин, миозин, парамиозин и тропомиозин присутствуют уже в яйцеклетках, а чуть позже, на стадии бластулы, появляются белки твитчин и миород.

Установлено, что миогенная программа устанавливается в раннем эмбриогенезе моллюсков и может быть реализована в процессе культивирования клеток личинок премиогенных стадий развития. Показано, что клетки трохофоры мидии не нуждаются во внешних индукторах для активации миогенной дифференцировки *in vitro*, а субстраты с различными адгезивными характеристиками

могут определять развитие того или иного фенотипа.

Осуществлен перенос гена *gal4* – транскрипционного активатора экспрессии эукариотических генов – в эмбрионы и клетки первичных культур морских ежей. Продукт этого гена, связываясь с генами ростовых факторов, активирует процессы неорганизованного роста клеток эмбрионов морских ежей, увеличивает синтез ДНК и пролиферативную активность (Одинцова, 2001; Одинцова и др., 2003).

Морские беспозвоночные – очень удобный объект для исследований в области биологии развития, особенно для решения таких фундаментальных проблем, как механизмы управления онтогенезом, роль ранних транзитных пионерных нейронов в нейродифференцировке, участие личиночной нервной системы в морфогенезе, изучение стволовых клеток. ИБМ и его морская биостанция “Восток” обеспечивают поистине уникальные возможности для постановки сложных и длительных экспериментов с культивированием личинок и клеток морских беспозвоночных в течение всего года.

Очень важно, что в последние годы было значительно обновлено оборудование, необходимое для современных исследований в области биологии развития, а Центр коллективного пользования “Дальневосточный центр электронной микроскопии”, работающий на базе Института уже 10 лет, получил новейшие лазерные конфокальные микроскопы.

Дальновидная политика В.Л. Касьянова по привлечению молодежи в науку сделала Институт самым “молодым” в системе ДВО РАН. Молодежь увлеченно осваивает новые методы исследований и включается в мировой научный процесс прямо со студенческой скамьи. Нет сомнения, что исследования по биологии развития в Институте будут расширяться и в будущем можно ожидать появления новых незаурядных работ и открытий в этой области.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова Я.Н. Роль митохондрий в биогенезе зародышевых детерминантов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ЧП Ермаков, 2005. 23 с.

Глизнаца Л.А. Дифференцировка клеток в эмбриогенезе, личиночном развитии и метаморфозе офиуры *Amphipholis kochii* и морского ежа *Scaphechinus mirabilis*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальприбор, 2004. 24 с.

Глизнаца Л.А., Даутов С.Ш. Ультраструктурные особенности эмбриогенеза офиуры *Amphipholis kochii* (Lütken, 1872) // Биология моря. 2005. Т. 31. № 3. С. 194–201.

- Дроздов А.Л., Иванков В.Н. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики. М.: Круглый год, 2000. 460 с.
- Дроздов А.Л., Шандрук Т.В. Ультраструктура спермиев четырех видов морских блюдечек семейства Lottiidae: *Lottia angusta*, *L. kogamogai*, *L. versicolor*, и *Nipponacstrea maskalevi* // Бюл. ДВО малакологич. о-ва. 2005. Вып. 9. С. 1–19.
- Дячук В. А., Плотников С. В., Одинцова Н. А. Появление мышечных белков в онтогенезе мидии *Mytilus trossulus* (Mollusca, Bivalvia) // Биология моря. 2005. Т. 31. № 5. С. 376–379.
- Исаева В.В. Синергетика для биологов. Вводный курс. М.: Наука, 2005. 158 с.
- Исаева В.В., Реунов А.А. Половая плазма и детерминация линии половых клеток: роль митохондрий // Биология моря. 2001. Т. 27. № 4. С. 231–237.
- Исаева В.В., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю. Квазифрактальная организация гистоваскулярной системы медузы *Aurelia aurita*: порядок и хаос // Докл. АН. 2001. Т. 377. № 4. С. 553–555.
- Исаева В.В., Шукалюк А.И., Кизилова Е.А. Выявление стволовых клеток в колониальной интерне корнеголовых ракообразных *Peltogasterella gracilis* и *Sacculina polygenea* на паразитической стадии жизненного цикла // Цитология. 2003. Т. 45. № 8. С. 758–763.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе. Владивосток: Дальнаука, 2004а. 162 с.
- Исаева В.В., Пуцина Е.В., Каретин Ю.А. Квазифрактальная организация нейронов головного мозга рыб // Биология моря. 2004б. Т. 30. № 2. С. 143–151.
- Исаева В.В., Пуцина Е.В., Каретин Ю.А. Изменение морфометрических показателей и фрактальной размерности нейронов спинного мозга в онтогенезе симы *Oncorhynchus masou* // Там же. 2006. Т. 32. № 2. С. 125–133.
- Исаева В.В., Шукалюк А.И., Ахмадиева А.В. Стволовые клетки беспозвоночных животных с репродуктивной стратегией, включающей бесполое размножение // Там же. 2007. Т. 33. № 1. С. 3–10.
- Калачев А.В. Ультраструктурные особенности организации соматических тканей семенников иглокожих: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ЧП Ермаков, 2005. 23 с.
- Калачев А.В., Реунов А.А. Резорбция гамет в семенниках морской звезды *Asterina pectinifera* (Mueller et Troschel, 1842) // Биология моря. 2005. Т. 31. № 2. С. 134–137.
- Калачев А.В., Юрченко О.В., Реунов А.А. Фагоцитарная активность вспомогательных клеток морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Там же. 2005. Т. 31. № 5. С. 366–369.
- Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М., Яковлев С.Н. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1980. 207 с.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука, 1983. 201 с.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. Размножение и развитие переднежаберных брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море) // Зоология беспозвоночных. 2005. Т. 2. С. 217–223.
- Корн О.М., Рыбаков А.В. Развитие личинок корнеголового ракообразного *Sacculina pilosella* // Биология моря. 2001. Т. 27. № 3. С. 209–212.
- Корн О.М., Шукалюк А.И., Трофимова А.В., Исаева В.В. Репродуктивная стадия жизненного цикла корнеголового ракообразного *Polyascus (Sacculina) polygenea* (Crustacea: Cirripedia) // Там же. 2004. Т. 30. № 5. С. 380–392.
- Корниенко Е.С. Размножение и развитие некоторых родов игловых рыб семейства Syngnathidae // Там же. 2001. Т. 27. № 1. С. 3–14.
- Корниенко Е.С. Морфология предзоя веерного краба *Pachycheles stevensii* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae), полученных в лабораторных условиях // Там же. 2005. Т. 31. № 1. С. 62–65.
- Корниенко Е.С., Дроздов А.Л. Особенности размножения и развития приморской морской рыбы-иглы // Вестн. ДВО РАН. 2002. № 3. С. 110–117.
- Корниенко Е.С., Корн О.М. Особенности морфологии личинок *Pinnixa rathbuni* (Decapoda, Pinnotheridae) из залива Восток Японского моря // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 7. С. 778–794.
- Магарламов Т.Ю. Целомоциты иглокожих и их роль в защитных реакциях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальнаука, 2005. 25 с.
- Машанов В.С., Долматов И.Ю. Ультраструктурные особенности регенерации пищеварительного тракта у пятимесячных пентактул голотурии *Eupentacta fraudatrix* // Биология моря. 2001. Т. 27. № 6. С. 430–437.
- Незнанова С.Ю., Иванков В.Н., Реунов А.А. Постнерестовая деструкция мужских гамет у полициклических и моноциклических костистых рыб: остроголовой камбалы *Cleisthenes herzensteini* Schmidt (Pleuronectidae) и кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum (Salmonidae) // Там же. 2005а. Т. 31. № 2. С. 129–133.
- Незнанова С.Ю., Иванков В.Н., Реунов А.А. Сравнительное исследование вспомогательных клеток в семенниках малоротой и полосатой камбал // Онтогенез. 2005б. Т. 36. № 1. С. 61–63.
- Одинцова Н.А. Основы культивирования клеток морских беспозвоночных. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.
- Одинцова Н.А., Плотников С.В., Карпенко А.А., Елисейкина М.Г. Миогенная дифференцировка личиночных клеток мидии *in vitro* // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 5. С. 304–309.
- Одинцова Н.А., Плотников С.В., Киселев К.В., Булгаков В.П. Использование генов-активаторов транскрипции – новый перспективный подход в области морской биотехнологии // Информ. бюл. “Клеточные культуры”. 2003. Вып. 18. С. 1–8.

- Реунов А.А. О плезиоморфности и апоморфности сперматогенных клеток многоклеточных животных // Успехи соврем. биологии. 2005а. Т. 125. № 4. С. 360–372.
- Реунов А.А. Проблема терминологии в характеристике сперматозоидов многоклеточных животных // Онтогенез. 2005б. Т. 36. № 3. С. 1–19.
- Реунов А.А. Сперматогенез многоклеточных животных. М.: Наука, 2005в. 123 с.
- Реунов А.А., Незнанова С.Ю., Александрова Я.Н., Исаева В.В. Ультраструктурное исследование взаимодействия герминативных гранул и митохондрий у *Apostichopus japonicus* (Echinodermata: Holothuroidea) и *Pleuronectes asper* (Teleostei: Pleuronectidae) // Биология моря. 2004а. Т. 30. № 3. С. 244–246.
- Реунов А.А., Незнанова С.Ю., Иванков В.Н. Сравнительное исследование постнерестовой деструкции сперматозоидов у *Hippoglossoides (Cleisthenes) herzensteini* и *Hippoglossoides dubiusi* (Teleostei, Pleuronectidae) // Цитология. 2004б. Т. 4. № 8. С. 704–709.
- Реунов А.А., Юрченко О.В., Александрова Я.Н., Исаева В.В. Аутолиз субстанции зародышевой плазмы в сперматогониях морского ежа при воздействии кадмия // Докл. АН. 2005. Т. 401. № 2. С. 282–285.
- Тюрин С.А. Ультраструктура спермиев двустворчатых моллюсков и голотурий: цитологические аспекты эволюции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальнаука, 2005. 24 с.
- Тюрин С.А., Дроздов А.Л. Ультраструктура сперматозоидов двух видов голотурий рода *Cicutaria* (Dendrochirotida, Holothuroidea) Японского моря // Биология моря. 2002. Т. 28. № 1. С. 70–73.
- Тюрин С.А., Дроздов А.Л. Морфология спермиев пяти видов голотурий (Holothuroidea, Echinodermata) // Зоол. журн. 2003а. Т. 82. № 3. С. 382–387.
- Тюрин С.А., Дроздов А.Л. Ультраструктура спермиев четырех видов морских гребешков Японского моря (Mollusca, Bivalvia) // Там же. 2003б. Т. 82. № 12. С. 1513–1517.
- Тюрин С.А., Дроздов А.Л. Ультраструктура спермиев двустворчатых моллюсков из Японского моря *Mercenaria stimpsoni* и *Maetra chinensis* (Mollusca, Bivalvia) // Биология моря. 2005. Т. 31. № 6. С. 451–455.
- Чернышев А.В. Личинки невооруженных немертин в заливе Петра Великого (Японское море) // Там же. 2001. Т. 27. № 1. С. 67–70.
- Чернышев А.В., Исаева В.В. Формирование хаотических паттернов гистоваскулярной системы в онтогенезе медузы *Aurelia aurita* // Там же. 2002. Т. 28. № 5. С. 382–386.
- Чернышев А.В., Исаева В.В., Преснов Е.В. Сравнительный анализ топологической организации Metazoa // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. № 1. С. 49–56.
- Шукалюк А.И. Организация интерны *Sacculina polygenea* (Crustacea: Rhizocephala) // Биология моря. 2002. Т. 28. № 5. С. 366–371.
- Шукалюк А.И., Долматов И.Ю. Регенерация пищеварительной трубки у голотурии *Apostichopus japonicus* после эвисцерации // Там же. 2001. Т. 27. № 3. С. 202–206.
- Шукалюк А.И., Байбородин С.И., Исаева В.В. Организация интерны корнеголового ракообразного *Peltogasterella gracilis* // Там же. 2001. Т. 27. № 2. С. 134–137.
- Au D.W.T., Reunov A.A., Wu R.S.S. Reproductive impairment of sea urchin upon chronic exposure to cadmium II. Effect on sperm development // Environ. Pollution. 2001. V. 111. P. 12–20.
- Au D.W.T., Yurchenko O.V., Reunov A.A. Sublethal effect of phenol on spermatogenesis in sea urchins (*Anthocidaris crassispina*) // Environ. Res. 2003. V. 93. P. 92–98.
- Dolmatov I.Yu., Ginanova T.T. Regeneration in holothurians // Microsc. Res. Tech. 2001. V. 55. P. 452–463.
- Dolmatov I.Yu., Ferreri P., Bonasoro F., Candia Carnevali M.D. Visceral regeneration in the crinoid *Antedon mediterranea* // Echinoderm research. Lisse et al.: Balkema, 2003. P. 215–220.
- Isaeva V.V., Shukalyuk A.I., Trofimova A.V. et al. The structure of colonial interna in *Sacculina polygenea* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Crustacean Res. 2001. № 30. P. 134–147.
- Isaeva V.V., Shukalyuk A.I., Korn O.M., Rybakov A.V. Development of primordial externae in the colonial interna of *Polyascus polygenea* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Ibid. 2004. № 33. P. 61–71.
- Isaeva V., Alexandrova Ya., Reunov A. Interaction between chromatoid bodies and mitochondria in neoblasts and gonial cells of the asexual and spontaneously sexualized planarian *Girardia (Dugesia) tigrina* // Invertebrate Reprod. Devel. 2005. V. 48. P. 119–128.
- Kasyanov V.L. Reproductive strategy of marine bivalves and echinoderms. Enfield: Sci. Publ., 2001. 228 p.
- Kasyanov V.L., Kryuchkova G.A., Kulikova V.A., Yakovlev Yu.M. Larvae of marine bivalves and echinoderms. Washington: Smithsonian Institut. Libr., 1998. 288 p.
- Korn O.M., Elfimov A.S., Skreptsova N.V. Larval development of a barnacle, *Balanus spongicola* (Cirripedia: Balanidae) reared in the laboratory // J. Marine Biol. UK. 2001. V. 81. P. 775–779.
- Kungurtzeva L.A., Dautov S.Sh. Ultrastructure of the digestive tract in the ophiopluteus of *Ophiura sarsi* // Invertebrate Reprod. Devel. 2001. V. 39. P. 209–220.
- Mashanov V.S., Dolmatov I. Yu. Regeneration of digestive tract in the pentactulae of the far-eastern holothurian *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota) // Ibid. 2001. V. 39. P. 143–151.
- Mashanov V.S., Dolmatov I.Yu. Functional morphology of the developing alimentary canal in the holothurian *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota) // Acta Zool. 2004. V. 85. P. 29–39.
- Mashanov V.S., Dolmatov I.Yu., Heinzeller T. Gut formation during development and regeneration in *Eupentacta fraudatrix* // Echinoderms. Munchen et al.: Balkema, 2004. P. 127–134.
- Mashanov V.S., Dolmatov I.Yu., Heinzeller T. Transdifferentiation in holothurian gut regeneration // Biol. Bull. 2005. V. 209. P. 184–193.
- Nezlin L.P., Yushin V.V. Structure of the nervous system in the tornaria larva of *Balanoglossus proterogonius* (Hemi-



- chordata: Enteropneusta) and its phylogenetic implications // Zoomorphology. 2004. V. 123. P. 1–13.
- Odintsova N.A., Dolmatov I.Yu., Mashanov V.S. Regenerating holothurian tissues as a source of cells for long-term cell cultures // Marine Biol. 2005. V. 146. P. 915–921.
- Plotnikov S.V., Karpenko A.A., Odintsova N.A. Comparative characteristic of *Mytilus* muscle cells developed *in vitro* and *in vivo* // J. Exp. Zool. 2003. V. 298A. P. 77–85.
- Ponomarenko E.F., Korn O.M., Rybakov A.V. Larval development of the parasitic barnacle *Heterosaccus papillosus* (Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae) studied under laboratory conditions // J. Marine Biol. UK. 2005. V. 85. P. 921–928.
- Radashevsky V.I. Life history, morphology and distribution of *Dipolydora armata* (Polychaeta: Spionidae) // Ibid. 2003. V. 83. P. 375–384.
- Radashevsky V.I. On adult and larval morphology of *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Annelida: Spionidae) // Zootaxa. 2005. № 1064. P. 1–24.
- Radashevsky V.I., Cardenas C.A. Morphology, ecology and reproductive biology of *Polydora rickettsi* (Polychaeta: Spionidae) from Chile // NZ. J. Marine Freshwater Res. 2004. V. 38. № 2. C. 243–254.
- Reunov A.A. Is the flagellate pattern of spermatogenesis pleiomorphic in Metazoa? // Invertebrate Reprod. Devel. 2001. V. 40. P. 239–242.
- Reunov A.A. Is there a germ plasm in mouse oocytes? // Zygote. 2004. V. 12. P. 329–332.
- Reunov A.A., Isaeva V.V., Au D.W.T., Wu R.S.S. Nuage constituents arising from mitochondria: is it possible? // Devel. Growth Differ. 2000. V. 42. P. 139–143.
- Reunov A.A., Yurchenko O.V., Kalachev A.V. Presence, character and number of accessory cells in holothurian male germinative epithelium: an ultrastructural study // Invertebrate Reprod. Devel. 2001. V. 40. P. 49–52.
- Reunov A.A., Kalachev A.V., Yurchenko O.V., Au D.W.T. Selective resorption in nutritive phagocytes of sea urchin *Anthocidaris crassispina* // Zygote. 2003. V. 11. № 4. P. 284–286.
- Reunov A.A., Yurchenko O.V., Kalachev A.V., Au D.W.T. An ultrastructural study of phagocytosis and shrinkage in nutritive phagocytes of the sea urchin *Anthocidaris crassispina* // Cell Tiss. Res. 2004. V. 18. P. 419–428.
- Shukalyuk A., Isaeva V., Kizilova E., Baiborodin S. Stem cells in reproductive strategy of colonial rhizocephalan crustaceans (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Invertebrate Reprod. Devel. 2005. V. 48. P. 41–53.
- Voronezhskaya E.E., Tyurin S.A., Nezlin L.P. Neuronal development in larval chiton *Ischnochiton hakodadensis* (Mollusca: Polyplacophora) // J. Comp. Neurol. 2002. V. 444. P. 25–38.
- Yushin V.V. Ultrastructure of spermatogenesis in the free-living marine nematode *Anticomma possjetica* (Enoplida, Anticomidae) // Nematology. 2003. V. 5. P. 777–788.
- Yushin V.V., Coomans A. Ultrastructure of sperm development in the free-living marine nematode *Metachromadora itoi* (Chromadorida, Desmodorida) // Acta Zool. 2005. V. 86. P. 255–265.
- Yushin V.V., Malakhov V.V. Spermatogenesis and nematode phylogeny // Nematol. Monographs Perspect. 2004. V. 2. P. 655–665.
- Yushin V.V., Coomans A., Malakhov V.V. Ultrastructure of spermatogenesis in the free-living marine nematode *Pontonema vulgare* (Enoplida, Oncholaimidae) // Canad. J. Zool. 2002a. V. 80. P. 1371–1382.
- Yushin V.V., Coomans A., Borgonie G., Malakhov V.V. Ultrastructural study of the tadpole stage of the primitive marine nematode *Enoplus demani* (Enoplia, Enoplida) // Rus. J. Nematol. 2002b. V. 10. P. 43–52.
- Yushin V.V., Coomans A., Borgonie G., Malakhov V.V. Ultrastructural study of the cuticle formation during embryogenesis of the free-living marine nematode *Enoplus demani* (Enoplia, Enoplida) // Invertebrate Reprod. Devel. 2002c. V. 42. P. 189–203.
- Zograf J.K., Yushin V.V., Malakhov V.V. Ultrastructure of spermatogenesis in the free-living nematode *Halichoanolaimus sonorus* (Chromadorida: Selachinematidae) // Nematology. 2004. V. 6. P. 797–809.

B.B. Исаева, В.В. Юшин  
E-mail: vvyushin@yandex.ru